

SÉRIE A, N° 1849

N° D'ORDRE : 2816

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

M^{lle} M. CELAN

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES CYTOLOGIQUES
SUR LES ALGUES ROUGES

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le

3 JANV 1941
devant la Commission d'examen.

MM. A. GUILLIERMOND *Président.*

COMBES

MANGENOT

} *Examineurs.*

PARIS

MASSON & C^{ie}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1940

SÉRIE A, N° 1849

N° D'ORDRE : 2816

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

M^{lle} M. CELAN

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES CYTOLOGIQUES
SUR LES ALGUES ROUGES

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le

devant la Commission d'examen.

MM. A. GUILLIERMOND *Président.*

COMBES

MANGENOT

} *Examineurs.*

PARIS

MASSON & C^{ie}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

—
1940

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen honoraire. . . . M. MOLLIARD.

Doyen. C. MAURAIN, *Professeur, Physique du Globe.*

<i>Professeurs honoraires</i>	}	H. LEBESGUE.	LESPIEAU.	ABRAHAM.
		Émile PICARD.	MARCHIS.	Ch. FABRY.
		LÉON BRILLOUIN.	VESSIOT.	LÉON BERTRAND.
		PÉCHARD.	PORTIER.	WINTREBERT.
		FREUNDLER.	MOLLIARD.	DUBOSCQ.
		AUGER.	LAPICQUE.	BOHN.
		DANGEARD.	G. BERTRAND.	RABAUD.

PROFESSEURS

M. CAULLERY . . .	T	Zoologie (Évolution des êtres organisés).	PAUTHENIER. . . .	Physique (P. C. B.).
Émile BOREL. . . .	T	Calcul des probabilités et Physique mathématique.	De BROGLIE. . . .	T Théories physiques.
Jean PERRIN. . . .	T	Chimie physique.	CHRÉTIEN.	Optique appliquée.
E. CARTAN.	T	Géométrie supérieure.	P. JOB	Chimie générale.
A. COTTON	T	Recherches physiques.	LABROUSTE	Physique du Globe.
J. DRACH.	T	Analyse supérieure et Algèbre supérieure.	PRENANT.	T Anatomie et Histologie comparées.
Charles PÉREZ. . . .	T	Zoologie.	VILLEY.	Mécanique physique et expérimentale.
M. GUICHARD	T	Analyse et mesures chimiques.	COMBES.	T Physiologie végétale.
Paul MONTEL. . . .	T	Théorie des fonctions et Théorie des transformations.	GARNIER.	T Mathématiques générales.
L. BLARINGHEM . . .	T	Botanique.	PÈRES	Mécanique théorique des fluides.
G. JULIA.	T	Mécanique analytique et Mécanique céleste.	HACKSPILL	T Chimie minérale.
C. MAUGUIN.	T	Minéralogie.	LAUGIER.	T Physiologie générale.
A. MICHEL-LÉVY. . .	T	Pétrographie.	TOUSSAINT.	Technique Aéronautique.
A. DENJOY.	T	Application de l'analyse à la Géométrie.	M. CURIE	Physique (P. C. B.).
L. LUTAUD	T	Géographie physique et Géologie dynamique.	G. RIBAUD	T Hautes températures.
Eugène BLOCH. . . .	T	Physique.	CHAZY.	T Mécanique rationnelle.
G. BRUHAT	T	Physique théorique et Physique céleste.	H. GAULT.	Chimie (P. C. B.).
E. DARMOIS.	T	Enseignem. de Physique.	CROZE.	Recherches physiques.
A. DEBIERNE	T	Physique générale et radioactivité.	DUPONT.	T Théories chimiques.
A. DUFOUR	T	Physique (P. C. B.).	LANQUINE.	T Géologie structurale et géologie appliquée.
L. DUNOYER.	T	Optique appliquée.	VALIRON.	Mathématiques générales.
A. GUILLIERMOND . .	T	Botanique.	BARRABÉ.	Géologie structurale et Géologie appliquée.
M. JAVILLIER. . . .	T	Chimie biologique.	MILLOT.	Biologie animale (P. C. B.).
ROBERT-LÉVY. . . .	T	Physiologie comparée.	F. PERRIN.	Théories physiques.
Henri VILLAT	T	Mécanique des fluides et applications.	VAVON.	Chimie organique.
Ch. JACOB.	T	Géologie.	G. DARMOIS. . . .	Calcul des Probabilités et Physique mathématique.
P. PASCAL.	T	Chimie générale.	CHATTON	T Biologie maritime.
M. FRÉCHET.	T	Calcul différentiel et calcul intégral.	AUBEL	Chimie biologique.
E. ESCLANGON. . . .	T	Astronomie.	Jacques BOURCART	Géographie physique et Géologie dynamique.
M ^{me} RAMART-LUCAS	T	Chimie organique.	M ^{me} JOLIO-CURIE.	Physique générale et Radioactivité.
H. BÉGHIN.	T	Mécanique physique et expérimentale.	PLANTEFOL	Biologie végétale (P. C. B.).
FOCH.	T	Mécanique expérimentale des fluides.	CABANNES	Enseignement de Physique.
			GRASSÉ	Biologie animale (P. C. B.).
			PREVOST	Chimie (P. C. B.).
			BOULIGAND	Mathématiques.
			G. CHAUDRON . . .	Chimie (P. C. B.).

Secrétaire A. PACAUD.
Secrétaire honoraire. D. TOMBECK.



A MON MAITRE,
M. G. MANGENOT

Recherches cytologiques sur les Algues rouges

PAR
M^{lle} M. CELAN

SOMMAIRE

	PAGES
Introduction	1
Historique	3
Matériel et techniques	20
ESPÈCES ÉTUDIÉES : LIEUX ET DATES DE RÉCOLTES	20
TECHNIQUES	22
<i>Observations sur le vivant</i>	22
sans coloration	22
après coloration vitale	23
<i>Observations après fixation et coloration</i>	25
fixation	25
coloration	26
imprégnation	26
<i>Observations histochimiques</i>	27
noyau (méthode de Feulgen)	27
protéides	27
lipides	29
ferments	34
constituants de la membrane	36
Les cellules axiales de quelques Floridées	37
LES CELLULES AXIALES D'ASPARAGOPSIS	37
LES CELLULES AXIALES DE FURCELLARIA	38
disposition anatomique	38
cytoplasme et vacuoles	39
plastès	41
noyau	41
plasmodesmes	42

LES CELLULES AXIALES DE CERAMIUM	44
disposition anatomique	44
cytoplasme et vacuoles	45
plastés et chondriosomes	46
noyau	47
plasmodesmes	49
LES CELLULES AXIALES DE DELESSERIA	50
plasmodesmes	50
LES CELLULES AXIALES DES RHODOMÉLACÉES	51
<i>Les cellules axiales de Polysiphonia.</i>	52
cytoplasme et vacuoles	52
plastés	53
noyau	53
plasmodesmes	54
<i>Les cellules axiales de Halopitys.</i>	56
disposition anatomique	56
cytoplasme et vacuoles	57
chondriome et plastés	57
noyau	59
polarisation du contenu cellulaire	59
plasmodesmes	59
<i>Les cellules axiales de Laurencia.</i>	65
Les cystocarpes de quelques Floridées	66
LA REPRODUCTION SEXUÉE CHEZ LES FLORIDÉES	67
LES CYSTOCARPES DES RHODOMÉLACÉES	69
<i>Anatomie et développement du cystocarpe</i>	69
<i>Le cystocarpe de Halopitys.</i>	70
cytoplasme et vacuoles	72
chondriome et plastés	73
amidon	77
mucilage	77
noyaux	78
plasmodesmes	81
<i>Le cystocarpe de Laurencia</i>	85
cytoplasme et vacuoles	86
noyau	86
plasmodesmes	93
LE CYSTOCARPE DE DELESSERIA	93
disposition anatomique	93
cytoplasme et vacuoles	94
chondriome et plastés	94
noyaux	95
plasmodesmes	96

LE CYSTOCARPE DE CERAMIMUM	98
disposition anatomique	98
cytoplasme, chondriome et plastes.	101
noyaux	101
plasmodesmes	102
LE CYSTOCARPE DE LOMENTARIA	103
disposition anatomique	103
noyaux	104
plasmodesmes	105
LE CYSTOCARPE DE GRACILARIA	106
disposition anatomique	106
chondriome et plastes.	108
noyaux	109
plasmodesmes	111
LE CYSTOCARPE DE PLOCAMIMUM	112
LE CYSTOCARPE D'EPILITHON	113
Considérations générales.	114
LES PLASMODESMES ET LES SYNAPSES	115
<i>Discussion des travaux antérieurs.</i>	115
<i>Les résultats de nos recherches</i>	124
la structure des plasmodesmes.	124
caractères morphologiques des synapses.	126
caractères histochimiques des synapses.	129
la résorption des synapses.	131
<i>Synapses et plasmalemmes</i>	132
LES NOYAUX.	135
<i>Les noyaux somatiques de type courant</i>	135
<i>Les noyaux des cellules axiales.</i>	139
<i>Les noyaux des cystocarpes.</i>	141
noyaux trophiques	142
noyaux de la lignée générative	145
LES CELLULES AXIALES, VOIES DE TRANSLOCATION CHEZ LES FLORIDÉES.	149
<i>Les larges synapses.</i>	149
<i>La disposition du cytoplasme.</i>	150
<i>La répartition polarisée des inclusions.</i>	151
<i>Cellules axiales et tubes criblés.</i>	153
L'APPAREIL PLACENTAIRE	154
Conclusions	156
Index bibliographique.	158
Explication des planches.	163

INTRODUCTION

Les Rhodophycées constituent un groupe très bien caractérisé, tant par leurs organes reproducteurs que par les caractères morphologiques et structuraux de leur appareil végétatif. De très nombreuses Algues rouges possèdent un thalle hautement différencié, dans lequel la division du travail physiologique s'exprime par des caractères originaux. Parmi ces caractères, il en est deux, d'ailleurs reliés l'un à l'autre, dont l'intérêt est évident.

D'une part, il existe, dans l'appareil végétatif de nombreuses Rhodophycées, un système de cellules très allongées, situées dans l'axe des rameaux du thalle, cellules dont le rôle conducteur a été supposé, sinon démontré et dont la structure est encore mal connue : de cette structure, on sait seulement qu'elle offre des caractères spéciaux, notamment quant à la disposition du cytoplasme, à la répartition des vacuoles, à l'existence de communications intercellulaires très larges ; rien de tout cela, cependant, n'a été l'objet d'une étude précise.

D'autre part, un des caractères propres aux Rhodophycées est la formation de spores très nombreuses à partir du zygote ; ces spores prolifèrent au pourtour d'un appareil (appareil sporogène) formé par la plante-mère et fixé sur celle-ci, appareil comparable au placenta des Mammifères, en tant qu'il transmet, à un foyer de cellules en voie de prolifération, les éléments nourriciers formés par l'organisme. Cet appareil est en relations directes avec les cellules axiales qui lui transmettent des matériaux nourriciers élaborés par les cellules végétatives. La signification physiologique des divers éléments dont l'ensemble constitue l'appareil sporogène n'est déjà plus douteuse grâce aux nombreux travaux d'ordre anatomique existant sur la structure et le développement de ce dernier, ainsi que sur la reproduction sexuée de ces Algues. Cependant, on est loin de connaître avec précision les caractères cytologiques qui correspondent aux dispositifs physiologiques dont l'étude anatomique et organogénique a révélé l'existence.

Nous nous sommes proposé, en entreprenant ce travail, de faire connaître d'une manière très précise, du point de vue cytologique, les cellules conductrices et l'appareil sporogène intermédiaire entre elles et les carpospores. Notre but était double : d'une part, compléter nos connaissances relatives aux Algues rouges ; d'autre part, dégager de cette étude des notions générales d'ordre cytologique et physiologique susceptibles de mieux faire connaître certaines spécialisations

cellulaires jusqu'ici peu étudiées. Notre étude est donc à la fois d'ordre algologique et d'ordre cytophysiologique.

Nos recherches, plus intensives qu'extensives, n'ont porté que sur un petit nombre d'espèces, réparties, il est vrai, dans des groupes très différents de Floridées. Nous aurions voulu étendre cette étude à un plus grand nombre de genres et notre intention est de poursuivre notre travail dans cette direction ; cependant, on peut dès maintenant le reconnaître, nos investigations incitent à penser que les dispositifs anatomiques et fonctionnels dont nous avons entrepris l'étude présentent, dans l'ensemble des Algues rouges, une grande uniformité.

Nous suivrons le plan que développe le sommaire placé en tête de ce mémoire : après avoir analysé *les travaux de nos devanciers* (premier chapitre), nous donnerons, *sur le matériel étudié et les techniques utilisées*, les indications indispensables (deuxième chapitre) ; nous exposerons ensuite *les résultats de nos recherches*, d'abord sur les *cellules axiales* (troisième chapitre), ensuite sur les *cystocarpes* (quatrième chapitre) ; enfin, *nous discuterons* ces résultats, de manière à en dégager quelques notions générales (cinquième chapitre).

* * *

Nos recherches ont été entreprises sur le conseil et sous la direction de M. le Professeur MANGENOT.

M. le Professeur MANGENOT a bien voulu nous accepter parmi ses élèves, au Laboratoire de Biologie végétale, dont l'atmosphère d'activité, en même temps si accueillante et si amicale, sera le meilleur souvenir de notre séjour en France. Qu'il veuille bien trouver ici l'expression de notre profonde et inaltérable reconnaissance.

Nous remercions également M^{lle} GERTRUDE, Assistante au Laboratoire de Biologie végétale, à l'amabilité de laquelle nous devons des renseignements précieux d'ordre technique et cytologique, ainsi que M^{lle} CARPENTIER, aide-technique au même Laboratoire, qui, tant de fois, nous a rendu service.

A M. le Professeur GUILLIERMOND, membre de l'Institut et professeur à la Sorbonne, qui a bien voulu s'intéresser à notre travail, nous faisant profiter de sa très haute compétence, nous adressons l'expression de notre plus vive gratitude et de notre profond et respectueux attachement.

Nous devons des remerciements tout particuliers à Madame GUILLIERMOND qui a toujours témoigné le plus vif intérêt à notre travail et dont les conseils nous ont été d'un grand secours.

M. le Professeur ALLORGE, Directeur du Laboratoire de Cryptogamie du Muséum d'Histoire naturelle nous a prodigué, avec la plus grande bienveillance, ses encouragements pendant les premiers mois de notre

séjour à Paris ; nous poursuivions alors, avec le plus grand profit, des études systématiques sur les Algues, entre autres sur celles des côtes françaises, en utilisant les riches collections et la vaste bibliothèque algologique du Laboratoire de Cryptogamie. Nous prions M. le Professeur ALLORGE de trouver ici l'expression de notre profonde reconnaissance et nous lui adressons nos sincères remerciements ainsi qu'à ses collaborateurs, Messieurs HAMEL et LAMI, aux vastes connaissances algologiques desquels nous avons eu si souvent recours. M. LAMI a eu la grande amabilité de nous accompagner lors de notre première excursion à Dinard où, sous sa direction, nous avons pu explorer la côte, récolter et étudier des Algues marines ; nous lui devons des remerciements tout particuliers pour son obligeance sans pareille.

Nos remerciements vont également aux Directeurs des Laboratoires maritimes où nous avons pu travailler en récoltant le matériel algologique nécessaire : M. le Professeur A. GRUVEL, Directeur du Laboratoire maritime du Muséum d'Histoire naturelle à Dinard et M. BERTRAND, sous-directeur de ce même Laboratoire, M. le Professeur C. PÉREZ, membre de l'Institut, directeur de la Station biologique de Roscoff, et M. TREGOUBOFF, sous-directeur du Laboratoire zoologique de Villefranche (Alpes-Maritimes), ainsi que le Docteur ROGER, assistant de ce Laboratoire.

A Madame M. CIOCHINA, assistante au Laboratoire de Botanique de l'Université de Jassy (Roumanie), notre Collègue, qui nous a rendu l'inappréciable service de se charger des travaux pratiques pendant notre absence, nous exprimons toute notre reconnaissance.

M. Ad. DAVY DE VIRVILLE et M^{lle} DE KERANGUÉ ont eu l'amabilité de se charger pour nous de la récolte d'Algues marines vivantes ; M. le Professeur KYLIN et M. le Professeur SVEDELIUS ont bien voulu nous envoyer leurs précieux mémoires sur l'anatomie et la reproduction des Algues rouges ; nous leur en gardons une vive gratitude.

Enfin, nous tenons à remercier M. le Professeur COMBES de l'honneur qu'il nous fait en acceptant de participer au jury de cette thèse, et à exprimer toute notre gratitude au Conseil de la Faculté des Sciences de l'Université de Paris qui a bien voulu nous accorder les moyens de mener à bonne fin le présent ouvrage.

HISTORIQUE

Ce rappel des précédents travaux sur les questions qui font l'objet de ce mémoire comprendra trois parties. Nous envisagerons successivement les recherches concernant les plasmodesmes des Algues rouges, puis celles sur la structure des cellules centrales, enfin les études poursuivies sur la structure et le développement des cystocarpes.

Les plasmodesmes des Algues rouges.

On peut dire que les premières observations sur l'existence des communications intercellulaires chez les Algues rouges datent du temps des premières observations sur l'anatomie de l'appareil végétatif de ces plantes. Il n'y a là rien de surprenant, si l'on pense que, contrairement à ce que l'on observe chez les plantes supérieures, ou même chez les autres Thallophytes, les communications intercellulaires de la grande majorité des Floridées présentent des dimensions qui ne leur permettent pas d'échapper même aux chercheurs armés de moyens d'investigations plus ou moins rudimentaires, comme c'était le cas des premiers algologues. Nous verrons, en outre, au cours de cette étude, que, dans certains cas, les communications intercellulaires chez les Algues rouges peuvent atteindre des dimensions tout à fait exceptionnelles. Ainsi, ces dispositifs se trouvent déjà mentionnés et figurés dans les travaux de ZANARDINI, de KÜTZING (1843) et dans les premiers travaux de NÄGELI (1846, 1877). Il semble bien que ces premiers auteurs aient considéré les communications intercellulaires comme des canalicules ouverts. De même, d'après THURET et BORNET (1878), il s'agit, chez les Floridées, de *communications intercellulaires directes* : « On sait que, chez ces Algues (Floridées), les contenus cellulaires ne sont pas séparés les uns des autres par des membranes tout à fait continues. Dans la paroi qui sépare deux cellules dérivées, il reste toujours un étroit canal, un pore, selon l'expression de M. NÄGELI, *par lequel les parties vivantes de ces cellules sont en contact immédiat* (1). » Mais les « *études phycologiques* » sont précédées de très peu par une note de KLEIN (1877) concernant les larges communications intercellulaires qui existent au niveau des parois transversales des cellules axiales de *Halopitys pinastroides*. KLEIN observe une fine membrane obturatrice, enchâssée dans la paroi transversale et *différente, du point de vue chimique*, de cette dernière. KLEIN suppose que cette membrane obturatrice est trouée à la manière des plaques des tubes criblés des plantes supérieures. Néanmoins, dans les mêmes cellules axiales d'une autre Rhodomelacée (*Lophura*), KLEIN observe une large ouverture au niveau de chaque paroi transversale séparant une cellule de l'autre, ouverture traversée par un « *Plasmastrang* », c'est-à-dire par un tractus protoplasmique épais. Il existerait donc, dans ce dernier cas, une continuité entre les contenus cytoplasmiques des cellules axiales superposées.

Par ces deux derniers ouvrages cités, le problème de la structure des communications intercellulaires chez les Floridées se trouve

(1) Nous soulignons les parties de ce texte qui nous paraissent les plus caractéristiques.

posé : s'agit-il, au niveau de ces dispositifs, d'ouvertures ménagées dans les cloisons séparatrices des cellules, et grâce auxquelles les contenus de ces cellules seraient *en contact* direct comme l'ont vu THURET et BORNET, ou même *confondus*, comme l'a vu KLEIN chez *Lophura* ? S'agit-il, au contraire, d'un canal fermé par une membrane obturatrice homogène où *la continuité entre les contenus protoplasmiques* des cellules serait maintenue par des trabécules protoplasmiques très fins traversant une membrane obturatrice criblée, comme le suppose KLEIN pour *Halopitys* ?

Au cours des années qui suivent les observations de BORNET et THURET, d'une part et celles de KLEIN, d'autre part, nous voyons paraître un très grand nombre de travaux, dont les auteurs s'efforcent de résoudre ce problème et décrivent la structure des communications intercellulaires chez diverses espèces de Floridées. Dans la période entre 1879 et 1902 environ, ces travaux forment une suite ininterrompue et abondent surtout autour de l'année 1884 (1).

Les opinions exprimées dans ces travaux sur le détail fondamental de structure des communications intercellulaires des Algues rouges, c'est-à-dire sur la présence ou l'absence d'une formation membraneuse obturatrice (Schliesshaut, Tüpfelschliessmembran) au niveau de ces communications, varient beaucoup selon les auteurs. Ainsi, un certain nombre d'entre eux, comme HICK (1884), MASSEE (1884), MOORE (1885), WRIGHT (1879), GIBSON (1891), DAVIS (1891), observent une *continuité* directe, ininterrompue, du contenu protoplasmique des cellules, au moyen de tractus épais traversant l'ouverture ménagée dans les parois transversales séparant les cellules (2). SCHMITZ (1883), GARDINER (1884), WILLE (1885), au contraire, observent constamment une membrane obturatrice extrêmement fine fermant cette même ouverture ; on admet, généralement, que cette membrane obturatrice est traversée par de fins tractus protoplasmiques (plasmodesmes) établissant une continuité protoplasmique entre les cellules ; et on l'admet même dans les cas où l'existence de ces fins tractus n'a pu être mise en évidence.

Ajoutons que, même parmi les chercheurs qui ont trouvé de gros tractus protoplasmiques au niveau des communications intercellulaires, certains admettent l'apparition de membranes criblées interrompant ces tractus au niveau des cellules plus âgées (MOORE, 1885), ou encore admettent la coexistence des deux types dans le même tissu

(1) Nous croyons inutile de donner ici une analyse de chacun de ces ouvrages et nous nous contenterons de renvoyer aux ouvrages de KLEBS (1884), de MANGENOT (1924) et de KYLIN (1937) où les principaux travaux sur les communications intercellulaires des Floridées sont brièvement résumés.

(2) La plupart des observations se rapportent aux cellules axiales des Rhodophycées, comprenant des communications intercellulaires extrêmement larges.

d'une plante (HENKEL, 1901). Au fond, dans un cas comme dans l'autre, les auteurs s'accordent à reconnaître une continuité du protoplasme dans toutes les cellules de l'appareil végétatif ; le nombre de ceux d'entre eux qui affirment l'existence, au niveau des communications intercellulaires, de membranes obturatrices homogènes, pouvant être envisagées comme réalisant un obstacle à la continuité protoplasmique, est extrêmement réduit (AMBRONN, 1880, KIENITZ-GERLOFF, 1902). Pour mieux comprendre les résultats auxquels aboutirent les recherches des auteurs énumérés, il faudrait peut-être tenir compte des faits suivants : premièrement, la découverte des communications intercellulaires a fait naître l'idée d'une interdépendance étroite de tous les éléments de l'appareil végétatif, idée formulée par NÄGELI (1884) qui affirme la nécessité logique d'une continuité du protoplasme des cellules ; deuxièmement, dès le début de l'époque qui nous intéresse, et notamment entre 1880-1884, le problème des communications intercellulaires devient d'un intérêt très général ; elles sont décrites chez les plantes supérieures où ces dispositifs sont représentés par de fins plasmodemes traversant des régions amincies de la membrane squelettique.

Considérée de plus près, la question des communications intercellulaires chez les Floridées n'était pas aussi simple qu'elle pourrait sembler d'après l'exposé des faits que nous venons de faire. En réalité, il ne s'agissait pas seulement de rechercher la présence ou l'absence d'une membrane obturatrice au niveau de ces communications. Les choses se présentaient sous un aspect beaucoup plus compliqué. Déjà ARCHER (1876) parle des « stoppers » — sorte de bouchons réfringents se formant aux orifices du conduit et interrompant les tractus cytoplasmiques d'abord entièrement libres. SCHMITZ (1883) décrit, de chaque côté de la membrane obturatrice (Membranlamelle), des *plateaux* (Platten) formés d'une substance dense fortement colorable par l'hématoxyline et d'autres colorants. Ces plateaux sont dans la dépendance directe du protoplasme et semblent n'être que la continuation du cytoplasme périphérique de la cellule contre la surface de la membrane obturatrice (Tüpfelfläche).

L'existence, au milieu des plasmodemes des Algues rouges, de formations constantes sous forme de *bouchons* (« plugs », « stoppers », de *plateaux* ou de *disques* fortement réfringents et colorables, parfois même de différenciations en forme d'anneaux, se trouve affirmée par la grande majorité des auteurs jusqu'ici cités. Ils ont généralement reconnu la nature cytoplasmique de ces formations ; mais, trop préoccupés par la recherche d'une membrane obturatrice, ils n'ont pas accordé à ces différenciations réfringentes l'attention qu'elles méritaient par leur forme et leur situation si spéciales. Si bien que dans les travaux sur les communications intercellulaires des Floridées, à l'époque qui

nous intéresse, des interprétations erronées vont le plus souvent de pair avec des observations au fond très exactes. D'ailleurs, les méthodes de travail employées par les chercheurs étaient de nature à donner lieu, par les altérations du matériel étudié, aux plus graves erreurs. En effet, des procédés brutaux de fixation, des macérations dans l'acide sulfurique, ou le chlorure de zinc (empruntées aux ouvrages sur les communications intercellulaires des plantes supérieures) (1) étaient d'un emploi courant,

Les travaux sur les communications intercellulaires des Floridées deviennent beaucoup plus rares après l'année 1902. Cependant, aux environs de 1900, des méthodes plus appropriées de travail, consistant en des procédés de fixation, inclusion et coloration plus délicats, sont de plus en plus adoptés pour les travaux concernant particulièrement l'étude de la structure et de la destinée des noyaux sexuels. Cette nouvelle préoccupation éloigne les chercheurs de l'observation des communications intercellulaires qui sont complètement négligées. D'autre part, nous constatons que les travaux de LEWIS (1909), de CONOLLY (1911) et d'OLTMANN (1923), qui concernent ces dernières formations, n'ajoutent rien de nouveau aux faits déjà connus.

Ce n'est qu'en 1924, dans un mémoire sur les communications intercellulaires dans l'appareil sporogène de quelques Algues rouges, suivi d'un autre en 1926, que MANGENOT établit une conception entièrement nouvelle en ce qui concerne la structure, la nature et les fonctions de ces formations chez les Rhodophycées, conception dont il discute l'extension aux communications intercellulaires des Végétaux en général. Cet auteur est le premier à employer le terme de plasmodesme pour les communications intercellulaires des Algues rouges, terme qui, d'une manière générale, était consacré aux très fins tractus cytoplasmiques traversant les parois des cellules chez les plantes supérieures.

Comme nous l'avons déjà dit plus haut, MANGENOT étudie les plasmodesmes dans l'appareil sporogène de quelques Algues rouges et notamment dans celui de *Griffithsia corallina* (Lightf.) Agardh, *Heterosiphonia coccinea* Falk, *Nitophyllum laceratum* Harv., *Delesseria hypoglossum* Lamx.

Grâce à l'ouverture extrêmement large des plasmodesmes dans l'appareil placentaire de ces plantes, celles-ci constituent un matériel de choix, permettant une étude de ces formations dans des conditions d'une exceptionnelle sécurité.

De même, la technique employée est de nature à conserver et à rendre aussi fidèlement que possible la structure du cytoplasme. On peut dire avec raison que c'est la première fois que l'étude des plasmo-

(1) Cf. GARDINER (1883), RUSSOW (1888).

desmes chez les Floridées est entreprise au moyen des méthodes cytologiques modernes. Voici, brièvement exposés, les principaux résultats de ces très intéressants ouvrages. *Aucune membrane obturatrice ne sépare les deux protoplastes voisins qui, sans se confondre, sont largement en contact au niveau de chaque plasmodesme.* C'est la première fois, depuis BORNET et THURET (cf. p. 4), que nous trouvons exprimée clairement l'idée de l'existence d'un contact entre le protoplasme des deux cellules voisines et non celle d'une continuité parfaite, réalisée au moyen des tractus protoplasmiques décrits par tous les auteurs qui ont admis la présence de véritables ouvertures dans les parois cellulaires au niveau des plasmodesmes. Une différenciation de nature cytoplasmique, affectant la forme d'une condensation membraneuse réfringente et très colorable par la laque d'hématoxyline (plateaux ou membranes sidérophiles) occupe la surface de contact de chacun de ces deux protoplastes. Ces deux membranes sidérophiles sont en parfaite continuité avec la fine pellicule ectoplasmique, très colorable elle aussi par l'hématoxyline, et dont elles ne constituent qu'une exagération locale ; elles sont, d'autre part, enchâssées sur leur pourtour dans le bord cellulosique de l'ouverture de la paroi séparant les deux cellules dont les protoplastes sont ainsi en contact.

Pour désigner les couples de membranes sidérophile, MANGENOT propose le nom de *synapse*. Les deux membranes ou plateaux synaptiques sont loin de se présenter toujours avec le même aspect : une dissemblance qui, dans le cas étudié, apparaît comme très fréquente, leur est caractéristique. Cette dissemblance se traduit notamment par un développement inégal des membranes synaptiques du même couple : à une membrane sidérophile épaissie d'un côté correspond, de l'autre côté, une membrane très réduite et cette réduction est poussée souvent jusqu'à sa complète disparition. Plus encore : pour une série de cellules, dans les plasmodesmes établissant une communication entre elles, cette dyssymétrie de structure est très régulière ; au niveau de chaque synapse, on trouve la membrane plus développée d'un seul et même côté. Cette dyssymétrie de structure et à leur orientation semblable traduisent l'existence d'un courant d'un sens déterminé, car une circulation des matière nutritives d'une cellule à l'autre à travers les synapses paraît démontrée pleinement par leur énorme élargissement.

Les faits exposés plus haut, appuyés sur l'observation d'un matériel exceptionnellement favorable, permettant d'obtenir des images d'une clarté et d'une netteté parfaites, semblent, en effet, ne pas permettre une conclusion autre que celle tirée par l'auteur.

Cependant, les travaux de MANGENOT sont suivis de ceux de MIRANDA (1930), de JUNGERS (1933) et de MÜHLDORF (1937) dont les points de vue sont différents non seulement de celui de cet auteur,

mais encore de ceux exprimés dans les travaux dont nous avons fait mention jusqu'ici ; c'est pourquoi nous croyons nécessaire de nous y arrêter plus longuement.

MIRANDA (1930) décrit chaque communication intercellulaire de l'appareil végétatif de *Bornetia sucundiflora* comme un canal fermé par une lentille réfringente d'une épaisseur considérable dont le bord porte un sillon circulaire au niveau duquel s'insère le diaphragme de la paroi. Les deux membranes sidérophiles s'appuient sur chaque face de cette lentille ; elles sont relativement minces et d'une épaisseur inégale. La lentille fermant le canal de communication présente une délicate striation, qui peut être interprétée comme traduisant l'existence de fins tractus cytoplasmiques reliant les deux membranes sidérophiles. Fait important, l'auteur constate la destruction du corps lenticulaire sous l'action de l'eau de Javel.

JUNGERS (1933) entreprend des recherches sur les plasmodesmes dans l'appareil végétatif des Floridées suivantes : *Polysiphonia fastigiata*, *Delesseria alata*, *Delesseria Hypoglossum*, *Griffithsia setacea* et *Ceramium rubrum*. Voici résumées les conclusions auxquelles arrive cet auteur. 1° Il existe deux types de synapses : le type *Polysiphonia*, formé de deux *disques chromatiques*, séparés par une fine lamelle « membranaire » (c'est-à-dire de même nature que les parois du point de vue chimique). Le type *Griffithsia* constitué par un unique corps chromatique en forme de lentille, serti dans l'orifice central de la membrane transversale. — 2° La substance constitutive des synapses n'est pas de nature protoplasmique, mais, selon l'avis de l'auteur, « de valeur membranaire ». — 3° Il n'existe pas de communications protoplasmiques au niveau des synapses. — 4° L'origine des synapses n'est pas liée à la caryocinèse. — 5° Il n'existe aucun rapport entre les synapses des Algues rouges et les plasmodesmes des plantes supérieures. Nous ferons remarquer que JUNGERS conclut à la nature « membranaire » des plateaux et des corps lenticulaires chromatiques d'une manière tout à fait arbitraire : aucune des réactions connues caractéristiques pour les substances constitutives de la membrane cellulaire n'a réussi au niveau de ces différenciations spéciales. Les communications intercellulaires des Algues rouges seraient, d'après JUNGERS, tout autre chose qu'une communication : fermées d'une manière pour ainsi dire hermétique, elles serviraient à assurer la connexion entre les cellules et peut-être, secondairement seulement, à faciliter les échanges intercellulaires. C'est là une conclusion étrange, en contradiction avec les opinions des chercheurs antérieurs, en commençant par les premiers qui, dès le début, ont eu l'intuition du rôle important que les plasmodesmes pourraient avoir, réalisant d'une part une interdépendance entre les cellules d'un organisme et, d'autre part, favorisant les échanges entre ces dernières. Certains ont même

présupposé de leur rôle dans les transmissions de cellule des « excitations dynamiques » (SCHMITZ, 1883).

MÜHLDOERF reprend, de son côté, l'étude des plasmodesmes dans les divers groupes de Végétaux et consacre quelques pages (229-235) à ceux des Algues rouges. Il choisit pour ces recherches les cellules centrales de quelques Floridées, principalement de *Polysiphonia elongata*, *P. violacea* et *Ceramium rubrum*, mais ne néglige pas non plus les plasmodesmes de dimensions plus réduites reliant entre elles les cellules ordinaires de l'appareil végétatif de ces Algues.

L'appareil de contact (« Berührungsvorrichtung ») des Algues examinées aurait, d'après cet auteur, la structure suivante : au niveau de l'ouverture formée par l'interruption dans son milieu de la membrane transversale séparant les cellules centrales les unes des autres, on distingue deux anneaux fortement colorables par l'hématoxyline. Les anneaux forment une sorte de cadre enchâssé dans cette ouverture et représentent des zones de croissance des parois cellulaires (1). Ces formations ne sont pas de nature protoplasmique, mais sont en étroite liaison avec l'ectoplasme : la substance constitutive de la membrane est « sécrétée » par le cytoplasme. Une très fine formation membraneuse est tendue dans chacun de ces cadres et souvent on les voit bombées à l'intérieur de l'une des deux cellules voisines. Ces formations en forme de fines membranes ou lamelles ne seraient autre chose qu'une continuation directe de l'ectoplasme (Ektoplasmahäutchen) et seraient si rapprochées l'une de l'autre qu'elles donnent souvent l'impression d'un contact direct ; cependant on distingue une sorte de membrane obturatrice séparant les deux membranes ectoplasmiques dont il est question plus haut. La nature chimique de cette membrane obturatrice reste indéterminée. Ce qui est sûr, c'est que, en aucun cas, elle n'est de même nature que les parois cellulaires, et semble représenter plutôt une sorte de substance cimentaire (Kittsubstanz) grâce à laquelle les deux pellicules ectoplasmiques sont fortement adhérentes l'une à l'autre. Ces dernières, d'ailleurs, comme toute la pellicule ectoplasmique, sont colorables par l'hématoxyline, jamais pourtant aussi colorables (2) que les membranes sidérophiles observées par MANGENOT et auxquelles cependant MÜHLDOERF identifie les deux différenciations ectoplasmiques qu'il décrit. Mais, en ce qui concerne les épais plateaux sidérophiles, observés aussi bien par MANGENOT que par JUNGERS, ou les corps

(1) C'est aussi l'opinion de M. et M^{me} FELDMANN (1939). Le bourrelet pecto-cellulosique en forme d'anneau est constitué de couches parallèles superposées qui, s'accroissant vers le bas, donnent naissance à une série d'entonnoirs empilés les uns dans les autres, constituant une membrane interne plus épaisse que la membrane primitive qui persiste à l'intérieur.

(2) Voir l'explication de la figure 8 donnée par cet auteur dans son ouvrage « Das plasmatische Wesen der pflanzlichen Zellbrücken », 1937.

lenticulaires chromophiles observés par ce dernier auteur, MÜHLDOERF les considère comme des *artefacts* dus aux procédés d'inclusion à la paraffine (!) employés par les deux auteurs cités. Au cours de ce mémoire nous aurons l'occasion de revenir sur les causes déterminant la présence ou l'absence des épaissements sidérophiles au niveau des synapses.

D'après MÜHLDOERF, on ne peut pas parler de plasmodesmes chez les Algues rouges. La fine membrane obturatrice est parfaitement homogène et non traversée par de fins trabécules protoplasmiques, comme l'ont supposé ou vu un certain nombre d'auteurs. Les communications intercellulaires chez les Floridées sont, d'après cet auteur, de très larges canaux fermés (« ganz dicke Tüpfelkanäle »), que MANGENOT appelle plasmodesmes en abusant de ce dernier terme. Car la notion du plasmodesme implique, d'après MÜHLDOERF, celle d'un filament plasmatique très fin. Ainsi, dans une note ultérieure (1938), cet auteur en observant les communications intercellulaires chez *Hildebrandtia rivularis* s'exprime de la manière suivante en parlant de ces dispositifs : « Ihre Feinheit und Homogenität lässt vermuten, dass es sich um echte Zellbrücken handelt ». Mais ici, comme pour les autres Algues rouges, MÜHLDOERF conclut à la présence de canaux fermés, mais d'une très grande finesse. Il est intéressant pourtant de noter que, dans ce dernier ouvrage, cet auteur paraît finir par admettre que, dans certaines Algues, la fine lamelle obturatrice peut manquer et, dans ce cas, les différenciations ectoplasmiques de chacune des deux cellules voisines seraient directement en contact : « besitzen die meisten Rotalgen (Ausnahme : *Batrachospermum* u. a.) (1) keine eigentlichen Zellbrücken, sondern mehr oder weniger breite Tüpfelkanäle, die an ihrer Berührungsstelle keine sichtbare oder durch chemische Mittel darstellbare Trennungswand aufweisen, mithin sich entweder *unmittelbar* berühren oder mit einer eigenartigen Kittsubstanz zusammengeklebt sein müssen ».

Il y aurait donc trois cas à distinguer chez les Rhodophycées en ce qui concerne la structure de leurs communications intercellulaires : d'abord une structure particulière chez *Batrachospermum* et d'autres Algues que l'auteur ne nomme pas ; ensuite de larges canaux fermés par une membrane obturatrice, dont on ne voit pas très clairement la signification ; enfin, des canaux dans lesquels les protoplastes seraient directement en contact (fig. 1).

On ne s'étonnera pas de résultats aussi divers si l'on prend en considération les méthodes et les techniques dont MÜHLDOERF fait usage

(1) Chez *Batrachospermum*, MÜHLDOERF constate un dispositif différent de celui que nous avons déjà décrit : les parois transversales sont représentées par des formations membraneuses d'aspect réfringent, non traversées par des plasmodesmes dans le sens accepté par l'auteur et dont le comportement avec I et H²SO⁴ les caractérise comme adaptées au transport rapide des substances et des excitations (Reiz- und Stofftransport).

au cours de ses recherches ; ce sont les mêmes qu'employaient les chercheurs de la dernière décade du siècle dernier : une simple fixation à l'alcool ou au formol, un traitement par HCl ou le chlorure de Zinc, une macération dans l'acide sulfurique de 50 à 66 p. 100. En même temps, les procédés cytologiques modernes d'inclusion à la paraffine et l'emploi du microtome sont vivement déconseillés, tout au moins pour l'étude des communications intercellulaires.

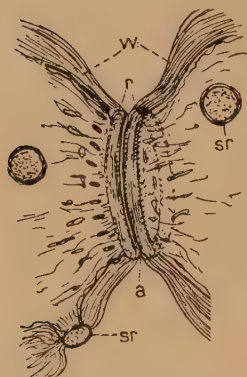


FIG. 1. — *Ceramium strictum* Grev. et Harv. ; le point de jonction de deux cellules centrales voisines. r, anneau. sr, anneau latéral encadrant la communication intercellulaire de la cellule axiale avec une cellule corticale. w, paroi (d'après Mühl-dorf). $\times 2.250$.

Historique des travaux sur les cellules centrales des Algues rouges.

Comme nous avons déjà eu l'occasion de le voir, les plasmodemes de dimensions exceptionnelles des cellules centrales des Floridées — cellules formant dans l'appareil végétatif de ces Algues une ou de nombreuses séries de cellules disposées en file ininterrompue (1) — ont éveillé la curiosité des algologues les plus anciens. Ce détail morphologique, aussi bien qu'un ensemble de caractères qui fait ressortir ces cellules d'une manière frappante au milieu des tissus environnants, n'ont pas manqué d'attirer l'attention des chercheurs

sur les cellules centrales elles-mêmes. Nous les trouvons donc signalées, en même temps que l'existence des communications intercellulaires des Floridées, dès les toutes premières recherches sur la structure de l'appareil végétatif de ces Algues. La forme souvent très allongée des cellules centrales, liée à l'existence de très larges communications intercellulaires les unissant les unes aux autres dans le sens de leur allongement, n'ont pas manqué non plus de suggérer, dès le début, l'idée de la présence d'un système conducteur rudimentaire chez les Algues rouges. Ainsi, la note de KLEIN (1877) sur les cellules centrales de *Halopitys pinastroides* et de *Lophura* a comme titre « Ueber Siebröhren bei den Florideen ». KLEIN étudie un matériel fixé et conservé dans l'alcool ; ce qu'il peut noter, comme constituant un caractère saillant des cellules centrales, c'est leur contenu, exclusivement « plasmatique », à côté de celui des cellules

(1) Cette file de cellules médianes dans les Algues appartenant au « Zentralfadentypus » est surtout distinguée sous le nom de siphon central.

voisines bourrées d'amidon. Et, bien entendu, ce sont les larges plasmodemes des parois transversales aux deux extrémités de ces cellules qui font l'objet principal de son étude. KLEIN suppose le contenu protoplasmique des cellules centrales de *Halopitys* relié par de fins tractus traversant une membrane criblée, car il n'a pas réussi à voir les perforations d'une manière tout à fait décisive. L'existence de pores largement ouverts et traversés par un épais cordon cytoplasmique chez *Lophura* finit par le convaincre de l'existence d'une continuité parfaite, sans interruption d'aucune sorte, entre les corps protoplasmiques de la série médiane des cellules centrales des deux espèces étudiées. Ces cellules sont donc remarquables : premièrement par leur contenu « plasmatique, complètement dépourvu de grains d'amidon, ensuite par la perforation de leurs parois transversales, grâce à laquelle ce contenu est en communication directe d'une cellule à l'autre » ; ce sont là des caractères qui, du point de vue morphologique et physiologique, permettent, d'après KLEIN, d'identifier les cellules centrales des Algues rouges aux tubes criblés des plantes vasculaires. Cet auteur ajoute que des formations semblables doivent être très répandues dans d'autres formes de Floridées, comme le laisseraient bien voir les dessins de KÜTZING (1). Bien avant KLEIN, Van TIEGHEM (1865), étudiant les « globules amylacés » des Floridées, fait la remarque suivante sur les cellules centrales de *Halopitys pinastroides* : « Dans la fronde cylindrique et très rameuse de cette Floridée, les articles épaissis de l'axe ne contiennent qu'un liquide finement granuleux » ; et, plus loin : « Dans le *Polysiphonia nigrescens* Grev., les articles de l'axe ne contiennent jamais qu'un liquide finement granuleux ». *Halopitys* fait encore l'objet d'une étude d'AMBRONN (1880). Cet auteur distingue, dans l'appareil végétatif de cette Algue, en dehors de l'écorce, deux systèmes de tissus différenciés ; d'abord des cellules conductrices du plasma, ensuite celles contenant l'amidon (« Plasma und Stärke führende Zellen »). Ces dernières sont représentées par les siphons péricentraux ; les premières sont les cellules centrales dans lesquelles on ne trouve pas trace d'amidon, mais seulement une masse protoplasmique très dense.

Parmi les nombreux ouvrages traitant des plasmodemes des Algues rouges, qui suivent celui d'AMBRONN, un certain nombre contiennent de brèves remarques sur les cellules centrales de plusieurs espèces, comme par exemple celui de MOORE (1885). Il est question presque exclusivement des épais cordons de cytoplasme dense, traversant les cellules centrales et reliant les plasmodemes se trouvant à chaque bout de ces cellules.

(1) KÜTZING : *Tab. Phyc.*, Bd. XV.

REINHARD (1884), dans une étude systématique et morphologique sur les Algues de la Mer Noire, s'occupe du problème de la structure des plasmodesmes des Algues rouges et s'arrête sur les cellules centrales de *Ceramium echinotum*. Il note l'existence de plastes rubanés et très irréguliers, le cordon cytoplasmique axial épais si caractéristique de ces cellules et les dimensions élevées de leurs noyaux.

PETERSEN (1928) étudie le noyau extrêmement curieux des cellules centrales de *Ceramium*.

DAMANN (1932) donne un aperçu plus détaillé des caractères des cellules centrales de plusieurs espèces du même genre. Les cellules centrales de *Ceramium* présenteraient une structure très curieuse. Le cordon de cytoplasme dense, très épais et tendu entre les deux plasmodesmes, traverse une grande vacuole occupant presque toute la cellule. Dans certaines espèces, ce cordon cytoplasmique est présent seulement dans les cellules jeunes (*C. Deslongchampsii*), dans les autres il se rencontre aussi dans les cellules âgées, mais disparaît dans les vieilles cellules de l'appareil végétatif. Une couche périphérique de cytoplasme se trouve tout le long des parois. Des rhodoplastes rubanés, de forme irrégulière, sont logés dans cette couche périphérique, tandis que d'autres, généralement plus réduits, occupent la périphérie du cordon cytoplasmique axial. Les cellules centrales de *Ceramium* sont très riches en amidon, qui se trouve accumulé vers l'une des extrémités de la cellule et, d'après cet auteur, ne se trouverait jamais dans le cordon axial. Des grains d'amidon accolés par leur côté concave sur la face interne des rhodoplastes ont été aperçus. Le noyau, très gros et de forme allongée, occupe la base du cordon cytoplasmique axial; ce noyau augmente beaucoup de taille dans les cellules centrales fertiles. Des cristaux protéiques sont signalés aussi bien dans la couche périphérique du cytoplasme que dans le cordon axial; ces cristaux sont parfaitement visibles sur le vivant, donc ne sont pas précipités comme le croyait Arthur MEYER.

KYLIN (1923) écrit, à propos des cellules centrales de *Plocamium coccineum* : « Die Zellen des Zentralfadens sind besonders reich an protoplasmatischen Bestandteilen, scheinen aber Stärke und Chromatophoren zu entbehren. Sie besitzen kräftig entwickelte Tüpfel die alle primärer Natur sind... Die Zellen der Zentralfäden besitzen nur je einen Kern, aber einen Riesenkern, welcher in den alten Zentralfäden 30-35 μ im Durchmesser hat. In den Kernen beobachtet man einen Nucleolus und eine Menge kleiner Chromatinkörnchen ». (1. c., p. 50 et 51).

Les cellules centrales semblent être toujours unnucléées, même lorsque les autres cellules végétatives de l'espèce considérée possèdent plusieurs noyaux. Ce fait est signalé par KYLIN pour *Membranoptera alata* (p. 111) et *Apoglossum ruscifolium*. Pour ce dernier, KYLIN note aussi

des dimensions nucléaires élevées, dépassant celles des noyaux végétatifs des cellules banales (p. 86).

MANGENOT (1929), étudiant les phénomènes d'« aggregation » dans les cellules allongées du pédicelle du tentacule des plantes insectivores, précise la signification physiologique de ces phénomènes. Le système vacuolaire peut passer de l'état de grandes vacuoles à celui de nombreuses petites vacuoles polarisées dès que, par suite de conditions fonctionnelles locales, un courant de matières organiques vient traverser les cellules. Il montre que ce processus n'est pas spécial aux Végétaux insectivores; dans les cellules axiales du thalle de diverses Floridées, les hyphes conductrices de *Fucus* et des Laminaires, les tubes criblés des Végétaux supérieurs, les constituants figurés du protoplasme sont généralement polarisés contre les parois transversales. Ces éléments figurés sont surtout les vacuoles. La ressemblance avec les cellules des plantes insectivores en état d'« aggregation » est frappante et prouve l'existence d'un courant nourricier. MANGENOT est conduit à admettre l'idée d'un tissu conducteur vivant dans les formes supérieures des Algues, tissu caractérisé par l'état pulvérisé des vacuoles et la polarisation, dans chaque cellule, des constituants protoplasmiques.

Nous finirons cet aperçu des travaux et des observations faits jusqu'ici sur les cellules centrales des Floridées en signalant une Note récente de M. et M^{me} FELDMANN sur les cellules axiales d'*Asparagopsis armata*. Dans cette espèce, le rôle conducteur attribué aux cellules du filament axial paraît très évident. Dans les parties adultes de l'Algue les cellules du filament axial peuvent atteindre 2 millimètres de long. Elles présentent un volumineux noyau, mesurant jusqu'à $36 \times 28 \mu$ et situé à l'une des extrémités de la cellule, parfois contre le synapse. Le cytoplasme est également polarisé. Tandis que, dans la partie opposée au noyau, le cytoplasme constitue une mince couche pariétale, dans la partie voisine du synapse il présente un aspect granuleux dû à une multitude de vacuoles. Les auteurs rapprochent ce phénomène du phénomène d'« aggregation » signalé par MANGENOT et dont nous avons parlé plus haut.

Historique des travaux sur les cystocarpes.

La signification physiologique de la « fructification capsulaire » (ceramide, favelle), qu'ils distinguent de la fructification tétrasporique, échappe complètement aux anciens algologues. On sait, en effet, que l'idée de l'existence d'une reproduction sexuée chez les Thallophytes ne se fraya que difficilement un chemin à travers les nombreuses controverses suscitées dès l'apparition des toutes premières observations sur la copulation des gamètes chez les Algues vertes. NÄGELI

lui-même, dans un ouvrage pourtant très remarquable à plusieurs points de vue (1847), refuse d'admettre l'existence d'une reproduction sexuée chez les Algues ; cependant, tout en tirant des conclusions erronées d'observations très exactes, il est le premier à l'admettre chez les Floridées, Végétaux considérés encore, du temps des premiers débuts de l'algologie, comme un groupe à part, supérieur aux autres Végétaux aquatiques. NÄGELI observe et décrit les anthéridies des Algues rouges, reconnaissant leur véritable nature ; mais ce sont les tétrasporanges qu'il considère comme des organes renfermant l'élément femelle. De même, dans un autre ouvrage (1861), cet auteur donne une description détaillée de « *l'appareil trichophorique* » (Trichophorkomplex) déjà observé, d'ailleurs, comme les anthéridies, par plusieurs autres algologues. Cependant, les rapports de cet organe avec la fécondation restent inconnus et NÄGELI ne voit dans le cystocarpe qu'un mode de reproduction asexuée. La véritable nature de cette formation ne sera découverte que beaucoup plus tard. C'est qu'à cette époque les algologues, impressionnés par ce qu'on connaissait déjà de la reproduction sexuée chez les Algues vertes d'abord, chez les Algues brunes ensuite, s'attendaient à trouver réalisés chez les Floridées, du point de vue morphologique, des dispositifs plus ou moins semblables. Or les spores des deux fructifications connues chez les Algues rouges germaient sans être jamais en contact avec des éléments rappelant un anthérozoïde. THURET et BORNET furent les premiers à montrer, dans leur célèbre mémoire sur la fécondation des Floridées (1867), que, chez ces Algues, le phénomène de la fécondation a lieu lors du premier développement du cystocarpe, au moment où celui-ci n'est encore composé que « d'un petit nombre de cellules, surmontées par un poil unicellulaire caduc » et que ce cystocarpe ne se développe qu'à la suite de la fécondation. Mais ce n'est pas tout. Dans la conclusion du même ouvrage, on peut lire les lignes suivantes : « On trouvera sans doute encore de nombreuses variations, non dans la fécondation du trichogyne, qui paraît être la même partout, mais dans la disposition des organes, leurs relations réciproques et leur mode de développement. Il semblerait même, d'après ce que nous savons déjà, que ces différences pourraient fournir des éléments précieux pour la classification encore si imparfaite des Floridées et qu'il ne serait pas moins utile, sous ce rapport, d'étudier le cystocarpe à sa première origine que quand sa formation est achevée. »

Nous savons aujourd'hui à quel degré le point de vue exprimé dans le passage cité plus haut s'est montré juste.

J. G. AGARDH, dans son système de classification, tient déjà compte de la structure du cystocarpe mûr ; cependant, seuls les faits tirés de l'étude du développement de cet organe ont pu mettre en évidence les rapports existant entre les formes nombreuses et variées d'Algues

rouges ; seule cette étude a pu donner des bases rationnelles permettant d'établir un système naturel de classification en accord avec le développement de diverses séries phylogénétiques de ce groupe de Végétaux. Les travaux demeurés classiques de BORNET et THURET ont donc eu le mérite d'orienter l'effort des chercheurs vers une étude plus approfondie de l'appareil fructifère des Floridées et les « *Recherches sur la fécondation des Floridées* » marquent une étape à partir de laquelle le nombre des travaux concernant la structure et le développement du cystocarpe devient de plus en plus important et forme une suite ininterrompue jusqu'à nos jours. Au début, ces travaux n'avaient en vue que la solution des problèmes d'ordre systématique. Mais, avec l'emploi de méthodes de travail plus précises, qui remplacent ou aident l'observation du matériel frais, des possibilités nouvelles s'ouvrent aux investigations des algologues. Nous voyons, par conséquent, un certain nombre de travaux mettant en évidence des faits d'un intérêt très général du point de vue biologique s'ajouter à ceux sur l'anatomie et la morphologie de l'appareil sporogène. Dans l'histoire du développement de nos connaissances sur la reproduction, la structure et le développement de cet appareil chez les Floridées, on peut distinguer, avec KYLIN (1923), quatre moments principaux correspondant à l'apparition dans la littérature algologique des ouvrages de SCHMITZ (1883), OLTMANNS (1898), YAMANOUCHI (1906), SVEDELIUS (1915).

1. SCHMITZ, qui peut être considéré comme le fondateur de la systématique moderne des Floridées, est le premier à essayer d'établir une classification de ces Algues basée sur des faits résultant d'études embryologiques. Il est ainsi amené à étudier le développement des rameaux carpogoniaux et la structure du gonimoblaste de nombreuses espèces de Floridées.

2. OLTMANNS précise la destinée des noyaux sporogènes. On sait que chez la plupart des Floridées le noyau fécondé émigre dans une cellule auxiliaire où il poursuit son développement ultérieur. C'est pourquoi SCHMITZ croyait à l'existence d'une double fécondation chez les Floridées dont l'une avait lieu dans le carpogone et l'autre dans la cellule, ou dans les cellules auxiliaires. OLTMANNS démontre qu'il n'y a pas de fusion entre les noyaux de ces cellules. Le noyau sporogène parvenu dans la cellule auxiliaire est seul à se diviser et les cellules gonimoblastiques formées à partir de la cellule auxiliaire ne contiennent que des noyaux d'origine sporogène.

3. Les travaux de YAMANOUCHI montrent qu'à la formation des tétraspores a lieu une réduction chromatique. Les individus portant des cystocarpes proviennent de la germination des tétraspores et sont haploïdes ; les carpospores diploïdes donnent naissance, à leur

germination, à des individus portant des tétraspores. Cette importante découverte de l'existence, chez les Floridées, d'une alternance de générations — gamétophyte et sporophyte — a été confirmée expérimentalement par LEWIS.

4. On connaissait cependant un grand nombre de Floridées qui ne portent jamais de tétrasporanges et ne présentent jamais une alternance de générations d'après le schéma tracé plus haut. SVEDELIUS trouve l'explication de ce deuxième cas en montrant que, dans ces formes, la division réductrice a lieu immédiatement après la fécondation. Rappelons aussi que cet auteur distingue les Floridées appartenant à ce dernier type sous le nom de Floridées haplobiontiques, tandis que celles du type *Polysiphonia*, dont le cycle évolutif fut établi par YAMANOUCHI, sont distinguées sous le nom de diplobiontiques.

Parmi les auteurs dont les travaux se sont poursuivis dans la même direction que celle des ouvrages sommairement analysés précédemment nous, ne citerons que DAVIS, CLELAND, SJÖSTED et KYLIN ; pour le reste, nous nous permettrons de renvoyer le lecteur à la bibliographie très complète dressée par ce dernier dans son « *Anatomie der Rhodophyceen.* » (1937). Les travaux cytologiques de WOLFE, OLTMANN, LEWIS, YAMANOUCHI, SVEDELIUS et KYLIN s'occupent exclusivement de la destinée et de l'évolution du noyau sporogène, dans le but d'élucider le cycle évolutif du plus grand nombre possible de Floridées. Certains détails de cytologie générale, trop frappants pour échapper à une observation même superficielle, s'y trouvent mentionnés d'une manière imprécise, de même que dans les ouvrages se rapportant à l'anatomie du cystocarpe.

Parmi les travaux de cytologie sur les Algues rouges, ceux qui se rapportent au cystocarpe sont très peu nombreux. Ceux de SCHMITZ (1882-1884) et de SCHIMPER (1885), déjà anciens, sont à mentionner en premier lieu ; SCHMITZ, dans ses travaux sur les chromatophores des Algues en général, acquiert quelques données sur l'évolution de ces organites au cours de la vie de la plante et suit leur destinée dans les cellules reproductrices. SCHIMPER (1885) n'ajoute que peu de choses aux observations de SCHMITZ et les efforts de ces deux auteurs n'ont pas abouti à des conclusions définitives ; c'est que ces travaux datent d'une époque où les botanistes se bornaient aux observations vitales ou postvitales, faute des techniques de fixation et de coloration mises au point plus tard.

NICOLosi-RONCATI (1912) étudie le cytoplasme des carpospores et tétraspores de diverses Floridées et y met en évidence des formations qu'il rapproche des mitochondries.

De cet aperçu, il résulte que les investigations cytologiques sur la cellule des Algues rouges en général étaient encore très peu avancées

jusqu'à une date très récente ; en ce qui concerne le protoplasme des éléments constitutifs de l'appareil fructifère, une véritable lacune restait à combler.

L'ouvrage de MANGENOT (1922) constitue une première contribution très importante à l'étude de la cytologie des Algues en général et à celles des Algues rouges en particulier. En effet, un des chapitres de cet ouvrage est consacré à l'étude du protoplasme des Algues rouges et, spécialement, de celui des éléments de l'appareil fructifère de ces Végétaux. Le but principal que l'auteur se propose est de déterminer le cycle évolutif des plastes en suivant leur destinée dans les organes sexuels et les cellules embryonnaires de quelques Floridées. Plusieurs espèces choisies dans des séries éloignées du point de vue systématique furent l'objet de cette étude ; ce sont premièrement des espèces de *Lemanea* et *Batrachospermum* ; ensuite *Delessaria Hypoglossum* et des espèces des genres *Ceramium*, *Antithamnion*, *Gracilaria* et *Lomentaria*. Dans les cellules reproductrices proprement dites, ainsi que dans les cellules gonimoblastiques du cystocarpe, les rhodoplastes subissent une réduction et revêtent l'aspect et les caractères histochimiques des chondriosomes. Ces éléments sont à l'origine des plastes du nouvel individu issu des carpospores. L'auteur arrive ainsi à la notion de l'existence, dans les cellules des Algues rouges, de deux catégories de chondriosomes : les uns constituant la lignée des plastes et les autres formant la variété des chondriosomes « inactifs ».

Les vacuoles, très volumineuses dans les cellules du thalle des Algues rouges, sont, au contraire, de très petite taille dans les cellules carpogoniales, les cellules auxiliaires et les premiers éléments du gonimoblaste où elles se trouvent creusées dans un cytoplasme très dense. Elles sont très bien mises en évidence par une coloration au rouge neutre. Les vacuoles se teignent d'une manière diffuse en précipitant quelques grains d'un rouge vif. Les cellules de ces Végétaux paraissent pauvres en inclusions graisseuses ou lipidiques. L'absence totale ou l'extrême pauvreté en grains osmiophiles chez les Floridées est, d'après MANGENOT, un des caractères de la cellule des Rhodophycées. L'amidon floridéen, que MANGENOT trouve plus proche du glycogène que de l'amidon des plantes supérieures, peut exister, d'après cet auteur, dans les cellules où il s'accumule, à l'état d'une substance amylicée diffuse, imprégnant le cytoplasme, et formant autour du noyau et des vacuoles des plages irrégulières ; ces cellules paraissent faiblement colorées par le réactif iodo-ioduré. Dans d'autres cellules, la masse amylicée de couleur acajou paraît formée de petits granules agglomérés. Enfin, dans les cellules très riches en amidon floridéen, celui-ci apparaît à l'état de petits corpuscules arrondis, nombreux et serrés à l'intérieur du cytoplasme.

Au cours du développement des gonimoblastes, on trouve la substance amylacée sous ces trois formes. Ainsi, dans le gonimoblaste peu évolué, les cellules ne renferment que peu d'amidon, formant dans le cytoplasme des plages diffuses de teinte acajou. Dans les éléments plus développés, ces plages sont plus étendues et d'un brun plus intense, en même temps qu'elles sont finement granuleuses. Enfin, dans les carpospores l'amidon est accumulé en quantité très grande et à l'état granuleux ; le réactif iodo-ioduré donne une coloration presque noire de la carpospore tout entière à cause de l'énorme quantité de grains remplissant cette dernière.

Enfin, le même auteur (1924, 1926) met en évidence les caractères cytologiques très curieux de l'appareil placentaire au moyen duquel le gonimoblaste se fixe sur la plante-mère, caractères jamais encore signalés avant lui. C'est d'abord la structure des plasmodesmes de diamètre énorme reliant les éléments au placenta, ensuite les caractères très particuliers de ce dernier, comme la présence de nombreux noyaux dégénérent par caryolyse et d'un chondriome à l'état de minuscules grains et bâtonnets.

L'ouvrage de MANGENOT est, comme nous l'avons déjà dit, le premier à aborder l'étude du cytoplasme des Algues au moyen de techniques cytologiques modernes. Aucun ouvrage, à notre connaissance n'a suivi et continué les recherches de cet auteur sur les caractères cytologiques des éléments du cystocarpe des Algues rouges.

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Espèces étudiées, lieux et dates des récoltes.

Nos recherches sur la cytologie des cellules centrales et de l'appareil sporogène chez les Floridées concernent plusieurs types de ces végétaux appartenant à neuf familles différentes. Parmi les espèces étudiées figurent notamment :

- Asparagopsis armata* Harv.
- Bonnemaisonia asparagoides* (Woodw.) C. Ag.
- Epilithon* sp.
- Furcellaria fastigiata* Huds.
- Cystoclonium purpurascens* (Huds.) Kütz.
- Plocamium coccineum* (Huds.) Lyngb.
- Sphaerococcus coronopifolius* (Wood et Good.) Ag.
- Gracilaria confervoides* (L.) Grev.
- Gracilaria compressa* (Ag.) Grev.
- Lomentaria articulata* (Huds.) Lyngb.

Delesseria sanguinea (L.) Lamour.
Ceramium rubrum (Huds.) Lamour.
Rhodomela subfusca Ag.
Laurencia obtusa (Huds.) Lamour.
Laurencia pinnatifida (Gmel.) Lamour.
Polysiphonia elongata (Huds.) Harv.
Polysiphonia subulifera (Ag.) Harv.
Polysiphonia sp.
Halopitys pinastroides (Gmel.) Kütz.

Si certaines de ces espèces figurant dans cette liste ne sont pas mentionnées au cours de l'exposé des résultats acquis, c'est qu'elles ont seulement servi à contrôler ces résultats, sans avoir été les objets d'une étude approfondie et détaillée. On remarque aussi que, parmi les Algues énumérées, les représentants de l'ordre des Ceramiales, qui groupent des formes d'organisation supérieure, particulièrement du point de vue de l'appareil reproducteur, sont les plus nombreux ; ce sont ceux dont l'étude présente le plus d'intérêt car, comme on le verra plus tard, les phénomènes d'ordre cytophysiologique, caractérisant les éléments de l'appareil sporogène des Floridées, y trouvent leur plus haute expression.

Tout le matériel dont nous nous sommes servi dans nos recherches a été récolté principalement aux environs de Dinard et de Saint-Malo. Le laboratoire maritime du Muséum d'Histoire naturelle à Dinard offre tous les avantages qui rendent ces régions accessibles aux chercheurs. En outre, nous avons complété nos récoltes par des séjours aux laboratoires maritimes de Roscoff et de Villefranche-sur-Mer.

Nous croyons nécessaire de compléter cette indication sur les lieux de récoltes de matériel par celle des dates auxquelles ce matériel a été recueilli, les renseignements sur l'époque et la durée de fructification des Algues en général étant plutôt rares. Il est inutile d'ajouter que le nombre des Algues rouges qu'on trouve portant des cystocarpes aux époques que nous allons indiquer est beaucoup plus grand que celui des espèces que nous avons retenues ; les dimensions exiguës de l'appareil sporogène (certaines espèces de *Polysiphonia*) ou la présence presque constante d'épiphytes au thalle incrusté de calcaire (*Gigartina mamillosa*) rendent beaucoup de ces espèces impropres à l'étude.

Dans la première moitié du mois d'avril ont été récoltées à Roscoff les espèces suivantes de Floridées, portant des cystocarpes :

1. *Gracilaria compressa* (Ag.) Grev.
2. *G. confervoides*,
3. *Ceramium rubrum* (Huds.) Ag.
4. *Laurencia pinnatifida* (Gmel.) Lamour.

5. *L. obtusa* (Huds.) Lamour.
6. *Rhodomela subfusca* Ag.

Durant tout le mois de septembre on trouve aux environs de Dinard et de Saint-Malo (Saint-Enogat, Grand et Petit Bé, île de Cézembre) les espèces suivantes en état de fructification :

1. *Bonnemaisonia asparagoides* (Woodw.) C. Ag.
2. *Cystoclonium purpurascens* (Huds.) Kütz.
3. *Plocamium coccineum* (Huds.) Lyngb.
4. *Sphaerococcus coronopifolius* (Woodw. et Good.) Ag.
5. *Ceramium rubrum* (Huds.) Ag.
6. *Polysiphonia subulifera* (Ag.) Harv.

Toujours à Dinard (Rochebonne, Saint-Enogat), au cours de la première moitié du mois de novembre, nous avons pu récolter :

1. *Lomentaria articulata* (Huds.) Lyngb.
2. *Plocamium coccineum* (Huds.) Lyngb.
3. *Sphaerococcus coronopifolius* (Wood. et Good.) Ag.
4. *Gracilaria compressa* (Ag.) Grev.

Enfin, de la fin du mois de novembre et jusqu'à la mi-décembre, à Villefranche-sur-Mer (baie de Lionce), où la flore algologique est alors très appauvrie (1), nous avons pu récolter en abondance et à petite profondeur (1-2 m.) des exemplaires en masse de *Halopitys pinastroides* couverts de nombreux cystocarpes à tous les stades de développement.

Techniques.

OBSERVATIONS SUR LE VIVANT

Sans coloration.

L'examen à l'état frais du matériel d'étude constitue en principe une méthode indispensable qui sert en même temps à contrôler et à compléter les résultats obtenus par l'examen du matériel fixé et coloré. Nous avons tâché, en conséquence, au cours de nos recherches, de tirer, autant que possible, un profit de l'observation des Algues rouges vivantes. Ces observations ont été effectuées surtout sur les cellules *centrales* ou *axiales* de ces Algues, et se sont montrées souvent

(1) En réalité, on observe à ce moment un assez grand nombre de Rhodophycées portant des cystocarpes ou des tétrasporanges, mais sous la forme très curieuse de plantes naines de 1 à 2 centimètres.

très fructueuses : chez certaines espèces, plus favorables à l'observation que les autres, les divers constituants de la cellule apparaissent avec une extrême netteté, grâce seulement aux différences de réfringence de ces derniers. Exception faite de certaines espèces de *Ceramium*, où la cellule centrale est apparente sur une partie plus ou moins grande de son trajet, une bonne observation du matériel à l'état frais exige la confection de coupes convenables. Celles-ci, faites à main levée, doivent présenter une épaisseur suffisante pour que les cellules centrales ne soient point lésées par la lame du rasoir et doivent, d'autre part, être assez minces pour permettre une observation microscopique avec l'emploi d'objectifs puissants. Or, s'il est extrêmement facile d'obtenir de pareilles coupes avec certaines espèces d'Algues rouges, il est au contraire très difficile d'y parvenir avec d'autres. Les Algues rouges présentant un tissu central épais et incolore formé d'hyphe longs, comme *Furcellaria*, *Cystoclonium*, permettent d'obtenir facilement des coupes de l'épaisseur voulue, contenant des cellules centrales intactes. Par contre, des coupes convenables sont moins aisées à obtenir lorsqu'il s'agit d'Algues rouges présentant des cellules centrales en file axiale. Les cellules centrales sont généralement d'un diamètre considérable ; pour les avoir intactes sur une coupe, il faut que cette dernière ait une épaisseur suffisante. Le plus souvent l'épaisseur trop grande de la coupe et la présence de cellules riches en rhodoplastes qui entourent la cellule centrale rendent toute observation presque impossible. Cet inconvénient peut être pourtant évité si on s'adresse à des rameaux jeunes. *Polysiphonia elongata* renferme même, dans les parties vieilles et épaissies de son thalle, des cellules centrales d'un diamètre relativement réduit, permettant par conséquent d'obtenir des coupes assez minces, contenant des cellules centrales intactes. C'est à cette dernière espèce, ainsi qu'à *Furcellaria*, que nous nous sommes le plus souvent adressé.

Après coloration vitale.

Si précieuse qu'elle soit, la technique de l'examen à l'état frais présente de nombreux inconvénients. Il est rare que tous les détails de structure cellulaire soient mis en évidence par cette méthode. Pour que l'observation du matériel vivant soit plus aisée et plus riche en résultats, on a recours aux colorants dits vitaux. Ces colorants n'exercent aucune action nocive immédiate sur les cellules vivantes, s'ils sont employés à de faibles concentrations. Ils s'accumulent dans la cellule au niveau des éléments préexistants, comme le chondriome et les vacuoles ; pour ces dernières, la coloration vitale constitue le seul moyen d'étude : toutes les fixations les altèrent plus ou moins. La coloration vitale, comme l'examen du maté-

riel frais et non coloré, sert à contrôler les résultats obtenus par l'observation du matériel fixé, c'est-à-dire à démontrer l'existence réelle des divers éléments révélés dans le cytoplasme par les fixateurs. Pour tous ces motifs, l'emploi de la coloration vitale dans l'étude du cytoplasme et de ses inclusions prend de plus en plus d'importance. La technique de la coloration vitale, l'explication du mécanisme de cette coloration et la détermination des conditions dans lesquelles elle se produit ont été mises au point par les nombreux travaux de GUILLIERMOND et ses collaborateurs.

Parmi les colorants vitaux il faut distinguer des colorants se fixant exclusivement sur les chondriosomes, tandis que d'autres ne colorent que les vacuoles. Dans l'étude vitale des Algues rouges, nous n'avons employé que ces derniers. Les colorants vitaux s'emploient toujours en solutions très étendues, car les solutions fortes sont toxiques et tuent rapidement la cellule. Pour les Algues marines, les solutions doivent être faites avec de l'eau de mer. Les coupes sont placées dans une goutte de cette solution entre lame et lamelle.

Parmi les colorants vitaux vacuolaires, nous avons choisi et employé le *rouge neutre*, le *bleu de crésyle* et le *bleu de Nil*.

Le rouge neutre est le moins toxique de tous et, par conséquent, doit être préféré aux autres. Grâce à sa faible toxicité, les colorations obtenues sont très durables et permettent une observation très prolongée de la même cellule. Cependant, dans le cas des Algues rouges dont les cellules contiennent des plastes colorés en rouge, le rouge neutre n'est pas toujours d'un emploi très commode. Tel est, par exemple, le cas des carpospores, grosses cellules opaques et qui apparaissent comme uniformément colorées en rouge par la présence de nombreux petits rhodoplastes. Dans ce cas, et dans d'autres cas analogues, le bleu de crésyle remplace avec avantage le rouge neutre. Quoique beaucoup plus toxique que ce dernier colorant, le bleu de crésyle donne encore des colorations durables et des images tranchant bien sur le fond d'un rouge diffus des coupes nécessairement épaisses.

Le bleu de Nil donne une coloration très rapide et très belle des vacuoles, mais qui dure très peu de temps : c'est un colorant présentant un degré de toxicité beaucoup plus élevé que celui du bleu de crésyle.

Les deux derniers colorants cités présentent encore un autre avantage sur le rouge neutre et, par conséquent, doivent être toujours employés parallèlement avec celui-ci : dans de nombreux cas leur couleur vive au niveau des éléments colorés donne une première indication sur la composition de ces derniers du point de vue chimique; de même ils peuvent mettre en évidence — comme nous le verrons plus tard — des vacuoles se comportant différemment dans la même cellule du point de vue de la coloration.

OBSERVATIONS APRÈS FIXATION ET COLORATION
(ÉTUDE DE LA CELLULE FIXÉE ET COLORÉE)

Fixation.

Parmi les fixateurs employés dans la technique cytologique moderne, les meilleurs résultats pour la fixation du cytoplasme sont donnés par le liquide IV de REGAUD :

Solution de bichromate de Potassium à 3 % . . .	80 v.
Formol neutre (1)	20 v.

La fixation dure *quatre* jours et doit être suivie d'une postchromisation des pièces dans du bichromate de Potassium à 3 p. 100 pendant *huit* jours.

Pour la fixation des Algues marines on prépare les liquides fixateurs avec de l'eau de mer (excepté pour le liquide de FLEMMING).

Une bonne fixation du noyau comme du cytoplasme est donnée par le liquide fixateur de HELLY :

Sublimé	5 gr.
Bichromate de Potassium	2 gr. 5
Eau	100 gr.
Ajouter au moment de l'emploi : Formol. .	10 %

La durée de la fixation est de douze à vingt-quatre heures.

Le liquide de FLEMMING (faible) a été également employé comme fixateur nucléaire. On prépare la solution forte qu'on dilue ensuite en y ajoutant 4-5 parties d'eau distillée :

Acide chromique à 1 %	15 v.
Acide osmique à 2 %	4 v.
Acide acétique cristallisable.	1 v.

La durée de la fixation est de vingt-quatre à quarante-huit heures.

La pénétration du liquide étant très faible, il est recommandé de débiter le matériel à fixer en très petits fragments de 1-3 mm. d'épaisseur au maximum.

Un autre fixateur nucléaire dont nous nous sommes servi au cours de nos recherches et donnant de très bons résultats pour les noyaux en division est celui de NAWACHINE (modifié par KARPECHENKO) :

Acide chromique à 1 %	10 cmc.
Formol à 40 %	4 cmc.
Acide acétique cristallisable.	1 cmc.

(1) On neutralise le formol avec du borate ou du carbonate de Sodium, le colorant légèrement par le rouge neutre qui sert d'indicateur.

On le prépare au moment de l'emploi. Durée de la fixation : 24 heures.

Enfin nous avons utilisé le liquide de BOVIN qui, dans le cas des Algues rouges, s'est montré un fixateur très médiocre, mais dont nous nous sommes servi dans le but précis d'obtenir un matériel plus ou moins débarrassé des lipides cytoplasmiques. On prépare ce fixateur au moment de l'emploi de la manière suivante :

Solution aqueuse saturée d'acide picrique.	30 v.
Formol à 40 %	10 v.
Acide acétique cristallisable.	2 v.

La durée de la fixation est de vingt-quatre heures.

Coloration.

On employait autrefois une grande variété de colorants, espérant ainsi mettre en évidence de plus nombreux détails dans la structure d'une cellule. Cet espoir était vain et l'on n'utilise aujourd'hui pratiquement qu'un nombre restreint de colorants. Ce sont en premier lieu l'hématoxyline et la fuchsine. Pour la préparation de l'hématoxyline, nous avons utilisé la formule de REGAUD, employée surtout pour la coloration du chondriome et qui réussit bien après les mélanges formolés :

Solution alcoolique (alcool absolu) d'hématoxyline	
cristall. à 10 %	10 cmc.
Glycérine.	10 cmc.
Eau distillée	80 cmc.

Il est utile de se servir de colorants de fond, tels que l'érythrosine avec l'hématoxyline, le vert lumière avec la fuchsine.

Imprégnation à l'osmium.

Méthode de Kolatschev-Nassonof (modifiée par Parat et Painlevé). — La réduction des solutions d'acide osmique produit dans les cellules un précipité noir d'osmium métallique, le plus souvent au niveau des corps gras. On sait aujourd'hui que cette réaction peut être précieuse du point de vue morphologique, mais n'a aucune valeur du point de vue histochimique. Les imprégnations à l'osmium sont employées surtout pour la mise en évidence de l'appareil de GOLGI. Dans nos recherches, la méthode de KOLATSCHEV a donné d'excellents résultats dans l'étude de la structure des synapses chez les Algues rouges. On procède de la manière suivante :

1. Fixation par le liquide de CHAMPY : 24 heures,
2. Lavage : 18 heures,
3. Imprégnation dans l'acide osmique à 2 p. 100 à 40° : 8 heures, puis à 35° pendant 8 jours.

4. Lavage à l'eau distillée : une demi-heure,
5. Inclusion à la paraffine et coupes de 3-5 μ .
6. Montage d'un témoin dans le baume.
7. Blanchiment et mordantage d'une préparation définitive dans le permanganate de Potassium à 1 p. 100 en surveillant au microscope.
8. Lavage à l'eau.

OBSERVATIONS HISTOCHIMIQUES

Le noyau.

Réaction nucléale de Feulgen-Rossenbeck. — L'hématoxyline ferrique, après une fixation appropriée du matériel, colore la chromatine et le nucléole. Mais la structure du noyau peut être mise en évidence d'une manière beaucoup plus précise grâce à la réaction nucléale de FEULGEN. Cet auteur a réussi à trouver une réaction d'une grande sensibilité pour l'acide thymonucléique. Si on soumet une préparation à cette réaction, la chromatine seule apparaît colorée en pourpre violacé caractéristique, tandis que tous les autres constituants du noyau demeurent incolores.

La réaction nucléale, qui est une véritable réaction microchimique, est constituée par l'ensemble de deux réactions : 1^o l'hydrolyse ; 2^o l'action de la fuchsine décolorée par l'acide sulfureux. Elle comporte donc deux temps :

1^o Les coupes du matériel fixé au liquide de HELLY sont déparaffinées et plongées dans une solution d'acide chlorhydrique normal où elles sont maintenues à la température de 60° pendant 25 minutes ; au bout de ce temps, que nous avons estimé nécessaire pour les noyaux des Algues rouges, on arrête l'hydrolyse par rinçage à l'eau distillée.

2^o Les préparations sont traitées par le réactif de SCHIFF pendant quelques heures. On les passe ensuite successivement dans trois récipients renfermant de l'eau saturée d'acide sulfureux. La durée de chaque bain est de 2 minutes au minimum. Pour pouvoir assurer que la réaction est positive, il faut obtenir une coloration par le réactif de SCHIFF *après hydrolyse* et aucune coloration par le même réactif sur une préparation non soumise à l'hydrolyse. D'où la nécessité des préparations témoins et leur importance.

Les protéides.

Les substances de nature protéidique peuvent être mises en évidence et caractérisées à l'aide de plusieurs méthodes telles que la précipitation et la coagulation, la digestion, la dissolution et les réactions

colorées. Seules ces dernières ont une signification histochimique, car, sous cette dénomination, on comprend des réactions dans lesquelles la coloration est due à une véritable réaction chimique se produisant entre le réactif et la molécule protéidique, et non au simple phénomène d'adsorption d'une substance colorée sur le substratum.

Chacune de ces réactions, prise isolément, ne se produit qu'en présence d'un groupement particulier — un acide aminé défini — et peut être négative au niveau d'une substance protéidique si ce groupement fait défaut. D'où la nécessité de recourir à un faisceau des réactions dans le cas où il s'agit de rechercher la présence des protéides au niveau d'un tissu ou d'une cellule.

Nous nous sommes servi exclusivement de réactions colorées des protides, pour les motifs exposés plus haut, en tâchant de choisir les moins brutales.

Colorations directes

1° *La réaction du biuret.* — Les coupes sont immergées dans une solution de sulfate de cuivre concentrée, puis lavées pendant une heure à l'eau et traitées par une solution de potasse concentrée. Les substances de nature albuminoïde donnent une coloration variant du rougeâtre au violacé. D'après A. MEYER, l'immersion des coupes dans le sulfate de cuivre est suivie d'un lavage rapide et elles sont traitées ensuite par une solution de soude diluée.

2° *La réaction de Millon-Denigès.* — Le réactif de MILLON est d'une action trop brutale et la réaction, par conséquent, est difficile à réussir sur des Algues au tissu délicat. C'est pourquoi nous avons préféré l'emploi de la formule modifiée par DENIGÈS (1926) :

On dissout 2 grammes d'azotite de Sodium ou 2 gr. 50 d'azotite de Potassium dans 100 centimètres cubes d'eau distillée. On ajoute 10 centimètres cubes d'azotate mercurique liquide du commerce à 60° Baumé et on agite la solution. En chauffant la préparation on obtient une coloration rouge des protéides.

3° *La réaction xanthoprotéique,* produite par l'action de l'acide azotique sur les matières albuminoïdes. En arrêtant brusquement la réaction par un lavage à l'alcool (GIROUD) on évite la destruction de la coupe. On obtient une coloration jaune citron qui vire au rouge-orange par l'ammoniaque.

4° *La ninhydrine* (hydrate de tricéthohydrindène) donne avec les substances protéiques une coloration bleue ou violette assez intense. On place une goutte d'une solution assez concentrée sur la préparation et on chauffe (RUHEMANN et ABDERHALDEN, d'après GIROUD).

Colorations par mordançage

Dans ces réactions, on utilise l'affinité des protéides pour certaines substances qui peuvent ensuite fournir des réactions colorées. Les deux principales sont dues, l'une à la fixation du ferrocyanure de potassium et l'autre à celle du tanin par les substances albuminoïdes.

1^o *Réaction du bleu de Prusse* (ZACHARIAS). — La coupe est traitée pendant quelques minutes par une solution étendue de ferrocyanure de potassium ; on lave et on traite ensuite par le perchlorure de fer ; il se produit du bleu de Prusse sur les substances de nature albuminoïde.

2^o *Réaction tannique* (DERRIEN et TURCHINI). — Mordançage des coupes pendant quinze à vingt minutes dans une solution de tannin au dixième dans de l'eau contenant 30 p. 100 d'acide acétique. Les coupes sont ensuite convenablement lavées à l'eau distillée et traitées par une solution diluée (1 ou 2 p. 100) de perchlorure de Fer. Il se forme de l'encre au niveau des matières albuminoïdes.

Les lipides.

Dans l'étude histochimique des lipides, nous avons été guidés par les travaux de LISON (1936). Comme le recommande cet auteur, nous avons employé d'abord les colorants spécifiques qui sont le Soudan III, le noir Soudan, le bleu B. Z. L. Puis nous avons complété notre examen par l'étude de matériel traité par des méthodes histo-chimiques très complexes, mais certainement moins spécifiques.

Les colorants spécifiques

La coloration spécifique des graisses constitue une méthode très précieuse pour la détection de ces dernières, car le phénomène de la coloration est dans ce cas d'une signification histochimique précise. D'autre part, la spécificité de cette méthode est très satisfaisante ; parmi les inclusions intracellulaires, seules les inclusions lipophiles (inclusions lipidiques ou à huiles essentielles) fixent ces colorants ; la teinte qu'ils communiquent à ces inclusions est, en effet, due à leur propriété d'insolubilité dans l'eau, mais de solubilité dans les solvants des corps gras et dans les corps gras eux-mêmes (LISON : p. 193-194).

Les colorants spécifiques des lipides le plus souvent employés et dont nous nous sommes servis sont : le Soudan III, le noir Soudan et le bleu B. Z. L.

Pour le rouge et le noir Soudan, on se sert d'une solution saturée à chaud de ces colorants dans l'alcool à 70°. On passe les coupes pendant

30 secondes dans l'alcool à 70° et on colore en flacon fermé pendant une heure et demie à deux heures ; au bout de ce temps on passe les coupes de nouveau dans l'alcool à 70° pendant trente secondes, on rince à l'eau et on monte au sirop d'Apathy.

Pour le bleu B. Z. L., on prépare une solution saturée de colorant dans l'alcool à 50°. On colore les coupes sortant de l'eau pendant plusieurs heures en flacon fermé ; on rince à l'eau distillée et on monte les préparations au sirop d'Apathy.

Ces colorants ont été employés par nous dans le but d'obtenir une coloration des lipides au niveau des synapses. Pour rendre les préparations plus lisibles nous avons fait suivre cette coloration par celle des parois cellulaires, ou plus exactement de la lamelle mitoyenne de ces dernières.

Les autres méthodes histochimiques

Méthode de Smith-Dietrich pour les « lipoides ». — Les phospholipides (« lipoides ») présentent la propriété de former un composé chromé quand on les traite par une solution de bichromate de Potassium. Ce composé chromé peut être mis secondairement en évidence par l'hématoxyline qui forme une laque noire résistant à l'action du différenciateur de WEIGERT. On procède de la manière suivante : le matériel fixé au formol (1) est débité en coupes par congélation ; les coupes sont traitées pendant un ou deux jours à 37° dans une solution de bichromate de Potassium à 5 p. 100, puis lavées à fond à l'eau distillée renouvelée. On les colore ensuite pendant quatre à cinq heures à 37° dans l'hématoxyline de KULTSCHITZKY : 10 cmc. d'une solution-mère d'hématoxyline à 10 p. 100 dans l'alcool absolu mûrie au moins pendant six mois + 90 centimètres cubes d'acide acétique à 2 p. 100. On lave les coupes et on différencie pendant une nuit dans le mélange borax-ferrocyanure de WEIGERT : borax 2 grammes, ferrocyanure de Potassium 2 gr. 5 dans 100 centimètres cubes d'eau distillée. On obtient par cette réaction une coloration bleu foncé au niveau des « lipoides ». Plusieurs auteurs la trouvent spécifique pour les phospholipides à condition de ne prendre en considération qu'une coloration noir foncé.

Méthode de Ciaccio pour les « lipoides ». — CIACCIO comprend sous le nom de lipoides principalement les phospholipides saturés et non saturés. Un traitement par une solution de bichromate de Potassium rend ces dernières substances insolubles dans les

(1) La fixation ne sera pas prolongée au delà de quarante-huit heures.

solvants ordinaires des graisses ; elles peuvent être mises en évidence ensuite sur les coupes à la paraffine par les colorants spécifiques des graisses, comme le Soudan, alors que les autres lipides auront disparu. La technique employée est la suivante :

Le matériel, en petits fragments, est fixé pendant deux jours dans un mélange comprenant :

Bichromate de Potassium à 5 % .	80 v.
Formol.	20 v.
Acide acétique.	5 cmc.

La fixation est suivie d'une postchromisation de cinq à huit jours dans du bichromate de Potassium à 3 p. 100. Après un lavage de 24 heures à l'eau courante, déshydrater pendant 24 heures dans les alcools à degré croissant et, pendant deux heures, dans l'alcool absolu. Inclusion à la paraffine en respectant les temps indiqués : xylol, une heure ; xylol-paraffine à 60°, une heure ; paraffine pure, une heure à une heure et demie. Les coupes déparaffinées sont plongées dans l'alcool à 70°. On colore pendant une heure à 30° dans :

Alcool à 80°	95 cmc.
Acétone.	5 cmc.
Soudan III à saturation.	

Enfin, on rince à l'alcool à 50°, on lave à l'eau et on monte dans le sirop d'Apathy. Les « lipoides » sont colorés en jaune orange. On peut remplacer le Soudan III par le noir Soudan, plus visible.

Cette méthode a été très critiquée : toutes les graisses à caractère non saturé seraient *Ciaccio-positives* ; il est peu certain qu'elle soit spécifique des « lipoides ».

Méthode II de Ciaccio pour la mise en évidence des lipides acétono-insolubles (phospholipides). — Pour la mise en évidence de ces substances, CIACCIO propose une méthode compliquée en partant des considérations générales suivantes :

1° Les phospholipides ne sont pas intégralement insolubles dans l'acétone ; bien au contraire, ils peuvent passer en solution, en quantités considérables, s'ils se trouvent associés aux autres lipides.

2° On sait, d'autre part, que ces substances sont facilement émulsionnables, formant des solutions colloïdales avec l'eau ou avec des solutions salines. Ces propriétés font que les méthodes usuelles, pour la mise en évidence des lipides, donnent des résultats négatifs dans le cas des phospholipides. Un traitement, par de l'acétone additionné de sels de métaux polyvalents, du matériel préalablement fixé au formol empêcherait la dissolution des lipides. CIACCIO croit obtenir ainsi une insolubilisation complète, ou à peu près, des phospholipides

des tissus, pendant que les autres lipides sont dissous. L'opération comprend plusieurs temps :

a) Fixation des petits fragments du matériel dans le mélange suivant :

Formol commercial (1).	50 cmc.
Acétone.	50 cmc.
Chlorure de Sodium.	0 cmc., 9

b) Au bout de 24 heures, passage dans des solutions d'acétone de degrés croissants (70-80-90), diluées avec une solution aqueuse de nitrate de Cadmium, de telle sorte que ce sel se trouve à la concentration de 1 p. 100. Dans ce but on prépare une solution de 1 p. 100 de nitrate de Cadmium et avec cette dernière s'effectuent les solutions diverses. Dans chacune de ces solutions les pièces sont maintenues à peu près une heure.

c) Passage successif dans l'acétone, additionné d'une solution alcoolique (alcool absolu) saturée de nitrate de Cadmium, à 2 p. 100. Ce mélange se renouvelle deux ou trois fois dans l'espace de vingt-quatre à quarante-huit heures.

Le dernier passage peut s'effectuer à la température de 35-37°. On passe ensuite les pièces progressivement dans des solutions de concentration décroissante (90-80-70-60-50 p. 100) d'acétone, additionnées de solutions de nitrate de Cadmium, de manière que ce sel y soit à la concentration de 1 p. 100.

d) Passage dans un mélange de bichromate de Potassium à 5 p. 100 et acétone à parties égales.

5° Après quelques heures, on dilue soigneusement et progressivement ce mélange contenant les pièces avec la solution de bichromate à 5 p. 100. Les pièces sont ensuite maintenues dans une solution pure de bichromate à 5 p. 100 à la température de 37° pendant deux ou trois jours, ou cinq jours à la température ordinaire.

6° Après un lavage dans l'eau courante de douze à quatorze heures, on coupe les pièces à congélation ou après inclusion à la paraffine. Dans ce dernier cas, on passe les pièces dans des solutions d'acétone à concentration croissante : acétone ; acétone-éther de pétrole (point d'ébullition 30-50°) ; éther de pétrole ; éther de pétrole-paraffine à 37° ; paraffine.

7° Les coupes sont colorées deux à trois heures dans une solution de Soudan III et différenciées par l'alcool à 50° (le Soudan III est avantageusement remplacé par le Noir Soudan.) On peut aussi colorer les coupes par le procédé de SMITH-DIETRICH.

(1) Tel quel ou dilué à moitié.

***La réaction iodophile
de Romieu pour les lécithines***

D'après ROMIEU, les lécithines se colorent en brun acajou par l'iodo-iodure de potassium. On fixe le matériel au formol et on procède à l'inclusion à la paraffine en déshydratant par l'acétone. On effectue le déparaffinage des coupes en les traitant quelques heures à l'étuve par un bain d'acétone en flacon bouché. On traite ensuite la coupe par HCl à chaud et on recouvre pour quelques minutes sans laver par une solution iodo-iodurée :

Iode.	6 gr.
Iodure de Potassium	8 gr.
Eau distillée.	150 cmc.

On lave deux secondes à l'eau distillée et on monte à la glycérine. D'après ROMIEU, la réaction est donnée aussi bien par la lécithine libre que par la lécithine combinée. Pour l'étude des synapses nous avons souvent effectué cette réaction sur des coupes faites à la main.

La réaction de Feulgen-Verne

VERNE a montré dès 1927 qu'un certain nombre de lipides donnent une réaction positive et élective en présence d'acide fuchsine-sulfureux (réactif de Schiff). LISON proposa pour cette réaction le nom de réaction de FEULGEN-VERNE. Dans de nouvelles recherches (1936, 1937), VERNE a montré les rapports étroits qui existent entre les phénomènes d'oxydation des lipides et l'apparition de cette réaction et a établi l'existence de deux catégories de substances grasses : celles qui la donnent et celles qui ne la donnent pas, bien caractérisées en outre par un groupe de réactions propres, particulières à chacune d'entre elles. Dans les tissus on observe le plus souvent un mélange aux caractères mixtes de ces deux sortes de lipides, mélange qui se produit naturellement, puisque la deuxième catégorie constitue un produit du métabolisme de la première.

L'intérêt très grand des recherches de VERNE consiste ainsi dans le fait d'avoir attiré l'attention sur la possibilité d'existence de divers états histochimiques des lipides. Les transformations qui ont lieu au niveau des enclaves lipidiques, et qui paraissent être en rapport avec un processus d'auto-oxydation de ces dernières, sont décelées entre autres par la réaction de Nadi ; lorsque l'oxydation est achevée, la réaction de FEULGEN-VERNE devient très intense, tandis que celle du Nadi devient au contraire nulle. D'après cet auteur, les transfor-

mations qui accompagnent l'oxydation des lipides se caractérisent par la disparition de la double liaison à laquelle, d'après ce même auteur, les lipides osmio-réducteurs et soudanophiles doivent leur réaction (1). Si l'oxydation au niveau des enclaves lipidiques se fait progressivement, on observe au niveau de ces dernières un mélange de lipides réduisant l'acide osmique et se colorant par le Soudan et de lipides donnant la réaction de FEULGEN-VERNE ; au moment où la transformation est complète, la réaction de FEULGEN-VERNE persiste seule.

Lumière polarisée

Les caractères optiques des lipides comptent parmi leurs réactions spéciales. En réalité, l'examen en lumière polarisée donne des renseignements très incomplets et dont il est souvent difficile de tirer quelques conclusions sur la nature chimique d'un lipide. Ainsi, les glycérides et les acides gras examinés à l'état frais dans la cellule vivante ne sont jamais biréfringents. Les lipides complexes peuvent se présenter à l'état de gouttelettes biréfringentes comme à l'état de gouttelettes isotropes. On sait aussi que les glycérides et les acides gras peuvent cristalliser par refroidissement (coupe à congélation) ou par action de fixateurs (conservation dans du formol).

Si donc, comme dans notre cas, le corps gras ne s'illumine pas entre nicols croisés, on peut, d'un côté, essayer de provoquer le passage du corps gras à l'état cristallin : les glycérides et les acides gras cristalliseront par refroidissement, les lipides complexes par un léger chauffage (formation de sphéro-cristaux).

Ferments (oxydases et peroxydases).

La réaction au bleu d'indophénol (= « *Nadi réaction* »). — Le bleu d'indophénol fut le premier réactif utilisé en biologie pour déceler des ferments oxydants. On le prépare au moyen des deux solutions suivantes :

Solution a :

Potasse caustique.	0 gr. 2
Naphtol	0 gr. 5
Eau distillée.	100 cmc.

(1) D'après VERNE les colorants spécifiques des lipides seraient seulement pour les corps gras non saturés. Tel ne paraît pas être l'avis de LISON. Nous avons pour notre part vérifié la solubilité du Noir Soudan et des colorants similaires dans des substances organiques hydrophobes très diverses et dépourvues de double liaison.

il est nécessaire de chauffer légèrement cette solution pour faire dissoudre le naphthol.

Solution b :

Chlorhydrate de diméthyl-paraphénylènediamine 0 gr. 5
Eau distillée. 100 cmc.

On mélange 3 centimètres cubes de chacune de ces deux solutions en ajoutant 20 centimètres cubes d'eau. Il faut employer ce réactif aussitôt préparé, rigoureusement pur (privé de bleu d'indophénol). La coloration bleue, obtenue au niveau des tissus, montre la présence des oxydases.

Le mélange « Nadi » est oxydable au contact de l'air et donne naissance à du bleu d'indophénol ; il a été depuis longtemps observé que le colorant formé, fortement liposoluble, peut produire une coloration des inclusions grasses dans lesquelles il se dissout électivement en leur communiquant sa teinte bleue, par un mécanisme analogue aux colorations des graisses par le Soudan. Grâce à cette propriété, le bleu d'indophénol existant dans des solutions de « Nadi » non fraîches a été proposé par ZWEIBAUM et MANGENOT pour la détection histo-chimique des lipides.

LISON critique ce point de vue et admet qu'il existe deux catégories de graisses d'après leur comportement vis-à-vis du réactif « Nadi » ; il existe notamment des graisses qui ne prennent pas le bleu d'indophénol et d'autres qui le prennent et même se colorent encore mieux avec la solution Nadi incolore qu'avec des solutions hydroalcooliques diluées de bleu d'indophénol pur. La coloration des lipides résulterait d'une oxydation du réactif par le corps gras et ne serait pas d'origine oxydasique (1).

A la lumière des faits rapportés par LISON (1936) l'interprétation de la réaction Nadi devient très délicate dans les cas où cette réaction se montre positive au niveau des inclusions lipidiques.

Réaction à la benzidine. — Cette réaction est basée sur la propriété des peroxydases d'augmenter d'une manière intense le pouvoir oxydant des peroxydes pour certains accepteurs. Le système peroxyde + peroxydase est capable de réaliser rapidement l'oxydation de substances que le peroxyde à lui seul n'effectue qu'avec une extrême lenteur. Le réactif le plus employé est la benzidine : en présence d'eau oxygénée il se produit une coloration bleue déce-

(1) Sans méconnaître toute la valeur de cette interprétation, on ne peut la considérer comme définitive : par exemple, on obtient une belle coloration de l'huile dans l'endosperme du Pin pignon, dans l'albumen du Ricin, etc... au moyen d'une solution de bleu d'indophénol commercial R. A. L., employé de la même manière que le rouge ou le noir Soudan.

lant la présence d'un peroxydase (réaction de MADELUNG). Des techniques variées ont été proposées par différents auteurs. Nous avons utilisé la méthode de M. PRENANT, méthode qui convient spécialement aux recherches sur les tissus frais, non fixés.

Des coupes effectuées dans le thalle de l'Algue observée sont plongées pendant quelques minutes dans une solution saturée de benzidine acidifiée par quelques gouttes d'acide acétique ; ces coupes sont ensuite plongées encore pendant quelques minutes dans de l'eau oxygénée à 1 volume. Une coloration bleue décele la présence et la localisation des peroxydases dans les tissus.

Les constituants de la membrane.

L'étude des communications intercellulaires chez les Floridées nous a obligé d'effectuer une série de réactions et de colorations caractéristiques pour les substances constitutives de la membrane cellulaire. En effet, ces colorations et ces réactions, qui sont des réactions colorées, mettent en évidence d'une manière très nette les rapports existant entre les parois cellulaires et les dispositifs réalisés aux points de contact entre les protoplastes des deux cellules. D'autre part, ces mêmes méthodes permettent de nous rendre compte de la présence ou de l'absence des substances de nature membraneuse au niveau des dispositifs cités plus haut.

Trois substances fondamentales entrent ou peuvent entrer dans la composition d'une membrane non modifiée de toute cellule d'Algue : la cellulose, les composés pectiques et la callose.

Pour la mise en évidence de la cellulose nous nous sommes servi des réactions classiques : l'action du chlorure de Zinc iodé et de l'acide iodhydrique iodé. Ces deux réactifs confèrent généralement à la cellulose une coloration bleue plus ou moins violacée. Ce n'est pas toujours le cas chez les Floridées qui, comme l'a remarqué SAUVAGEAU (1921), présentent bien des particularités dans la nature chimique de leur membrane. Les solutions iodo-iodurées colorent les parties cellulodiques (et pectiques) de certaines Floridées en brun plus ou moins rougeâtre. Cette coloration est parfois localisée, parfois s'étend sur toutes les membranes (*Halopitys*). Parmi les colorants de la cellulose nous avons choisi et employé le rouge Congo, colorant cette substance en rouge.

Les substances pectiques ont été mises en évidence au moyen de colorations au rouge de ruthénium, qui constitue le meilleur réactif de ces matières.

Enfin nous avons recherché la callose par des colorations au bleu coton et à la coralline sodée.

LES CELLULES AXIALES DE QUELQUES FLORIDÉES

Les cellules axiales d'*Asparagopsis armata* Harv.

Les noyaux somatiques chez *Asparagopsis armata* dépassent à peine $1\ \mu$ et semblent pauvres en chromatine. En effet, tandis que les noyaux somatiques des autres Floridées étudiées par nous apparaissent, en général, comme un amas dense de granules chromatiques vivement colorés par la réaction de Feulgen, les noyaux d'*Asparagopsis* laissent discerner des granules peu nombreux, noyés dans la coloration verte du fond de la préparation. Un gros nucléole est nettement visible.

Les noyaux peuvent atteindre, dans les cellules centrales du thalle, comme cela a été signalé déjà par M. et M^{me} FELDMANN, des dimensions énormes comparativement à celles des noyaux ordinaires. Dans l'axe principal du thalle, et à 3-4 millimètres seulement du sommet végétatif, ces noyaux mesurent $25 \times 12\ \mu$ et $25 \times 15\ \mu$ (1).

Il est curieux de constater que les noyaux, de forme allongée, sont disposés de sorte que leur grand axe se trouve perpendiculaire à la longueur de la cellule. Comme les auteurs cités plus haut l'ont déjà fait remarquer, le noyau unique de la cellule centrale est, dans chaque cellule, nettement polarisé contre la paroi basilaire.

Les noyaux si fortement hypertrophiés sont relativement très pauvres en substance chromatique. Cette substance est disposée à la surface du noyau, formant un réseau chromatique extrêmement fin et très irrégulier, supportant de nombreux et non moins fins granules de chromatine, à peine perceptibles. La cavité du noyau apparaît parfaitement incolore (sur le fond du cytoplasme coloré par le vert lumière), — « *inhaltsleer* » selon l'expression de KYLIN (1937, p. 7), c'est-à-dire vide de contenu. Par contre, plusieurs nucléoles intensément colorés par le vert lumière et volumineux (jusqu'à $2-2\ 1/2\ \mu$) et par cela nettement distincts, apparaissent dans la cavité nucléaire. Leur nombre peut s'accroître de 2 à 3 jusqu'à 13.

Dans les noyaux des cellules centrales, spécialement chez les Rhodomélacées, les Céramiacées, la teneur en substance chromatique semble accompagner l'hypertrophie plus ou moins prononcée de ces noyaux. Chez *Asparagopsis armata*, au contraire, ces noyaux, pauvres en substance chromatique, paraissent accumuler de grandes quantités de substance nucléolaire.

Si l'on observe maintenant des cellules centrales de rameaux jeunes, on y trouve des noyaux mesurant environ $8 \times 11\ \mu$ de diamètre. De

(1) M. et M^{me} FELDMANN donnent pour les noyaux des cellules centrales d'*Asparagopsis* $36 \times 28\ \mu$.

forme allongée, leur axe le plus grand est orienté cette fois selon le sens de la longueur de la cellule. Polarisés vers la partie basilaire de la cellule dans l'axe principal du thalle, les noyaux sont ici, au contraire, polarisés vers la partie supérieure de chaque cellule (1). En ce qui concerne leur structure ils sont parfaitement semblables à ceux décrits plus haut.

Cependant, les noyaux jeunes et de taille réduite ($6\mu \times 5\mu$) observés dans les branches latérales du filament axial des jeunes rameaux présentent un réseau chromatique régulier avec des grains de chromatine relativement gros et distincts. Si on compare l'aspect général de ces noyaux à ceux des cellules centrales des parties plus âgées du thalle, on s'aperçoit facilement que ces derniers ont une structure plus ou moins altérée et sont plus pauvres en chromatine que les noyaux jeunes. D'autre part, la quantité réduite de substance chromatique apparaît comme un caractère des noyaux chez *Asparagopsis armata*, ce qui correspondrait à l'observation de KYLIN selon laquelle les Floridées inférieures, du point de vue systématique, auraient des noyaux plus pauvres en cette substance.

Les cellules axiales de *Furcellaria fastigiata* Huds.

Disposition anatomique.

Dans un ouvrage sur la structure de l'appareil végétatif de *Furcellaria*, DENYS (1910) distingue dans l'épaisseur du thalle cylindrique de cette Algue les tissus suivants :

1° Une écorce assimilatrice, formée d'une à deux couches de petites cellules de forme elliptique allongée et disposées radialement, formant une gaine cylindrique autour du thalle.

2° A l'intérieur de cette gaine, une écorce interne formée de plusieurs couches de cellules de dimensions plus élevées. Le cytoplasme périphérique de ces cellules est généralement bourré d'amidon dans les périodes d'activité assimilatrice intense.

3° Un tissu médullaire, formé de cellules allongées et orientées dans le sens de l'axe longitudinal du thalle et dont une partie est dirigée transversalement par rapport à ce même axe. On donne, généralement, le nom d'hyphes à ces cellules extrêmement allongées. Il n'y a pas

(1) Selon les observations de M. et M^{me} FELDMANN la polarisation du contenu des cellules axiales de cette Algue peut avoir lieu aussi bien vers la partie proximale que vers la partie distale de ces cellules.

de tissu de passage apparent entre l'écorce interne et le tissu médullaire du thalle ; les hyphes sont en contact immédiat de l'écorce et s'allongent même entre les cellules de cette dernière (fig. 2). Les hyphes orientés transversalement, ou plus ou moins obliques, sont toujours de dimensions moindres et cheminent dans toutes les directions entre les hyphes longitudinaux et les cellules de l'écorce interne.

Ils ne sont, d'ailleurs, que des ramifications de ces dernières et, après un parcours plus ou moins long, aboutissent aux cellules les plus profondes de l'écorce, ou viennent se perdre entre les cellules de cette dernière ou entre les éléments du tissu médullaire, en finissant par des cellules minces et effilées. DENYS donne, pour les hyphes longitudinaux, les dimensions suivantes : $27,9 \times 418,5 \mu$; $18,6 \times 465 \mu$. Pour les hyphes transversaux : $107,2 \times 13,4 \mu$; $72,4 \times 9,4 \mu$; $80,4 \times 13,4 \mu$. Dans les exemplaires étudiés par nous les hyphes ne dépassaient jamais 10μ d'épaisseur. Le rôle des hyphes transversaux est d'établir une liaison et de servir d'intermédiaire entre les cellules corticales les plus internes et les hyphes longitudinaux.

Cette différenciation histologique

du thalle de *Furcellaria*, connue depuis très longtemps déjà (CASPARY, 1850), n'a pas tardé à être interprétée comme traduisant une division du travail physiologique (WILLE, 1887). On a distingué, respectivement, un tissu assimilateur, un tissu de réserve et un tissu conducteur.

Cytoplasme et vacuoles.

Le tissu médullaire, formé par des hyphes allongés et dont l'aspect seul suggère l'idée d'une fonction conductrice, nous intéresse, ici, plus particulièrement. Sur le vivant, le cytoplasme des hyphes frappe par son aspect dense, aspect qui apparaît encore plus accentué sur le matériel fixé. Dans les préparations fixées et colorées, on observe parfois la formation d'un tractus cytoplasmique axial, sorte de cordon de cyto-

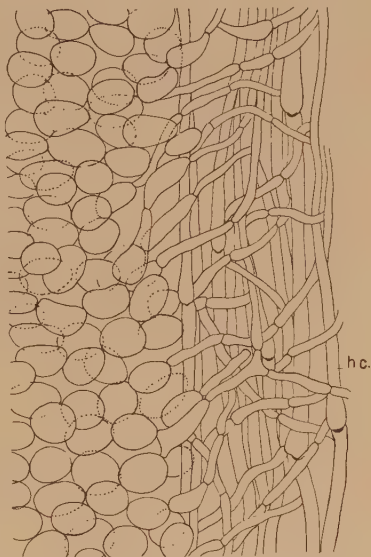


FIG. 2. — *Furcellaria fastigiata* : coupe longitudinale médiane du thalle ; le dessin représente une partie seulement de l'écorce interne et du tissu médullaire adjacent. h. c. hyphe central. $\times 41$.

plasme plus épais. En même temps, un examen plus attentif montre que le cytoplasme n'a pas le même aspect tout le long d'un même hyphe et qu'il apparaît plus dense surtout vers l'une de ses extrémités. Des colorants spécifiques des lipides, comme le noir Soudan et la réaction de SMITH-DIETRICH, mettent en évidence une accumulation de lipides dans le cytoplasme de ces mêmes extrémités. Il existe donc une polarisation dans le contenu cytoplasmique d'un hyphe, polarisation toujours de même sens dans une série d'hyphes superposés ; de sorte que si on considère le point de jonction de deux hyphes, on constate qu'à une extrémité à cytoplasme dense, riche en lipides, d'un des hyphes, correspond l'extrémité de l'autre, à contenu cytoplasmique dépourvu de matières lipidiques et différemment structuré.

Cette polarisation du contenu cellulaire se trouve accentuée par les caractères et la disposition du système vacuolaire de l'hyphe. La coloration vitale au rouge neutre ou au bleu de crésyle met en évidence l'existence de nombreuses vacuoles à l'intérieur du cytoplasme de ces cellules. Le bleu de crésyle colore *métachromatiquement* le suc vacuolaire et détermine la formation de nombreux précipités sous forme de corpuscules de dimensions variables, colorés en bleu intense et animés de mouvements browniens.

Nous avons observé, en outre, assez fréquemment, la présence dans ces mêmes vacuoles de corpuscules souvent assez grands, demeurant incolores et dont la nature chimique n'a pas pu être déterminée. DENYS mentionne des « Vacuolen-Körperchen » qui semblent pouvoir être identifiés aux corpuscules observés par nous ; mais, d'après cet auteur, leur formation serait déterminée par un processus de dégénérescence dans certaines parties du thalle ; elles ne se rencontreraient jamais dans des cellules saines de *Furcellaria*.

Rien n'est plus inconstant que l'aspect présenté par le système vacuolaire d'un hyphe. Observé à plusieurs reprises, ce système apparaît parfois comme formé par une série de grosses vacuoles dont les dimensions diminuent vers l'une des extrémités de l'hyphe et, au contraire, deviennent plus volumineuses vers l'extrémité opposée ; d'autres fois, une série de vacuoles de dimensions réduites et disposées en chapelets s'échelonnent le long de la cellule ; enfin, le plus souvent, on observe une polarisation nette des vacuoles, avec fragmentation en petites vacuoles globuleuses vers l'une des extrémités de l'hyphe, en même temps qu'une formation de vacuoles filamenteuses vers l'extrémité opposée. C'est là le phénomène de polarisation et d'« aggregation » des vacuoles signalé par MANGENOT (1929) dans les tissus conducteurs des Algues les plus élevées en organisation (hyphes des Laminaires ou de *Fucus*, cellule des nervures du thalle d'*Alaria esculenta*). La « pulvérisation » des grandes vacuoles et leur polarisation vers l'extrémité de la cellule

riche en matières lipidiques ne paraît pas être pourtant un phénomène absolument constant et revêt des aspects plus accentués ou plus atténués, correspondant probablement à des états physiologiques particuliers.

Il nous reste à signaler un phénomène fort curieux se produisant au niveau des vacuoles situées dans le cytoplasme riche en substances lipidiques, à proximité immédiate du synapse. Nous avons observé notamment à plusieurs reprises, au niveau des vacuoles de cette région de la cellule, une formation très active des « pseudopodes » intravacuolaires, c'est-à-dire de protubérances cytoplasmiques pénétrant à l'intérieur de la vacuole dont le contour semble changer constamment (1).

Plastes.

Dans l'ouvrage cité plus haut de DENYS, cet auteur complète les données anatomiques sur *Furcellaria fastigiata* par une étude cytologique et histochimique et fournit des renseignements sur les noyaux et les plastes de cette Algue. Comme nous l'avons observé nous-mêmes, les cellules périphériques du thalle de *Furcellaria* contiennent des rhodoplastes bien développés et intensément colorés, tandis que les cellules situées dans la profondeur du thalle sont caractérisées par des plastes de plus en plus réduits, et qui perdent graduellement leur pigment. Ainsi, les hyphes les plus profonds du tissu médullaire, qui nous intéressent particulièrement ici, sont incolores et possèdent des plastes filamenteux. La réduction des plastes est d'autant plus poussée que les caractères propres à ces cellules sont plus accentués car, dans la masse des hyphes enchevêtrés constituant le tissu médullaire du thalle, tous les passages existent entre les hyphes transversaux, plus proches, du point de vue de leurs caractères cytologiques, des cellules végétatives banales, et les hyphes longitudinaux de grand calibre, présentant les caractères de véritables cellules conductrices.

Noyau.

Les noyaux des hyphes ont des dimensions assez élevées (6-8 μ) mais qui ne dépassent pourtant pas celles des noyaux des grosses cellules de l'écorce interne. Les dimensions élevées des noyaux semblent être en rapport tout simplement avec les dimensions plus élevées des cellules. Leur structure, étudiée par nous au moyen de la réaction de FEULGEN, ne diffère pas de celle des noyaux végétatifs ordinaires.

(1) Nous devons pourtant ajouter que ce phénomène a été observé sur le matériel conservé depuis des mois au laboratoire, quoique paraissant en bon état, et n'a jamais été contrôlé sur le matériel fraîchement récolté.

Plasmodesmes.

Les hyphes longitudinaux du tissu médullaire sont reliés entre eux par des communications intercellulaires ou synapses extrêmement larges en rapport avec leur diamètre transversal. Chose remarquable, la largeur des synapses est toujours en rapport avec le degré de « spécialisation » d'un hyphe dans le sens de la fonction conductrice. En partant des cellules de l'écorce à synapses extrêmement réduits, on arrive aux larges synapses (6 à 7 μ de diamètre) des hyphes longitudinaux profonds à grand diamètre transversal, parcourant la partie axiale du thalle. Sur le vivant, le synapse présente dans une coupe optique l'aspect d'un croissant très réfringent, inséré à l'extrémité un peu gonflée de l'hyphe (Pl. VII, fig. F). Un examen plus attentif de cette image révèle le dispositif suivant : le cytoplasme d'un des deux hyphes réunis par le synapse pénètre par l'orifice ménagé au milieu de la membrane transversale et se loge dans la dépression ou l'invagination formée par le cytoplasme de l'hyphe correspondant. Le cytoplasme de chaque hyphe est délimité à sa surface par la pellicule ectoplasmique renforcée, constituant une membrane synaptique. Ces deux membranes se trouvent donc emboîtées à la manière de deux petites assiettes ou coupes plus ou moins profondes ou plus ou moins plates, selon le cas. Le bord des membranes synaptiques apparaît sur le vivant sous l'aspect d'un cercle complet ou un demi-cercle très réfringent, suivant la position dans laquelle les deux bouts des hyphes réunis se présentent au regard de l'observateur.

Si l'on traite une coupe du matériel frais par une solution d'acide osmique à 2 p. 100, l'image devient d'une netteté remarquable. D'une manière générale le synapse réunit les deux extrémités des hyphes au contenu cytoplasmique polarisé : le cytoplasme de l'extrémité riche en lipides d'un hyphe forme la partie proéminente, convexe, du synapse, saillant par l'ouverture ménagée dans la paroi transversale.

Les observations sur la structure des dispositifs existant au niveau des communications intercellulaires, faites sur le matériel frais, sont pleinement confirmées et complétées par l'étude du matériel fixé et coloré d'une part, par une étude histochimique de ces communications de l'autre. Les préparations colorées à l'hématoxyline ferrique montrent, en effet, d'une manière très nette, le couple de membranes ou de disques sidérophiles au niveau de chaque synapse (Pl. VII, fig. J, K, H). Une dissymétrie plus ou moins marquée est mise en évidence en même temps : dans un couple de membranes ou de disques sidérophiles, l'un est plus développé que l'autre (Pl. VII, fig. J). Il est facile de constater, au moyen de réactions histochimiques, que la partie la plus développée se trouve du côté de l'extrémité du cyto-

plasme riche en matières lipidiques. Très souvent, toute cette extrémité retient fortement le colorant, de sorte que l'une des deux membranes synaptiques se trouve confondue avec la masse des matières lipidiques diffuses dans le cytoplasme (Pl. VII. fig. H).

L'emploi des colorants spécifiques des lipides, noir Soudan, Soudan III, et particulièrement la réaction de SMITH-DIETRICH pour les lécithines, donne le plus souvent des images superposables à celles obtenues par une coloration à l'hématoxyline (Pl. VI, fig. e, f, et Pl. VII. fig. G, I). Cette dernière réaction détermine, au niveau des membranes synaptiques, la coloration d'un bleu-noir qui caractérise les lécithines. Les différenciations de nature ectoplasmique, constituant les membranes ou disques synaptiques et délimitant les protoplastes en contact de deux hyphes, seraient donc au moins en partie de nature lipidique et contiendraient des lipides du groupe des lécithines.

Furcellaria fastigiata est une des rares Rhodophycées qui peut être conservée vivante au laboratoire pendant très longtemps. Mais un séjour très prolongé (sept à huit mois) dans de l'eau jamais renouvelée finit par produire des troubles dans la structure du contenu cellulaire de la plante. C'est au niveau des hyphes centraux qu'apparaissent dans ces conditions des phénomènes tout à fait remarquables. Leur contenu est entièrement alvéolisé par suite de la présence de grandes vacuoles ; celles-ci apparaissent remplies de filaments cytoplasmiques flexueux animés de mouvements rapides dans tous les sens, ou d'ampoules emboîtées dont les parois sont animées d'une pulsation rapide (cf. p. 41).

GUILLIERMOND a décrit en détail des figures identiques, apparaissant, sous l'influence des solutions hypertoniques, dans les cellules des Végétaux supérieurs (cf. GUILLIERMOND, MANGENOT, PLANTEFOL, 1931, p. 1024) ; il souligne la ressemblance entre ces figures et les *figures myéliniques* décrites par DUJARDIN, MAGGI, KOLSCH, FAURÉ-FRÉMIET chez les Animaux, KLEMM chez les Végétaux ; elles s'en éloignent, toutefois, par le fait qu'elles ne sont pas osmio-réductrices (*figures myéliniformes*). Pour notre part, nous sommes convaincue que, chez *Furcellaria*, il s'agit de figures myéliniques dues à l'atération (dans les conditions anormales et défavorables déterminées par une longue conservation au laboratoire) d'un territoire cytoplasmique très riche en lipides phosphorés : ceux-ci, démasqués, présentent l'arrangement moléculaire particulier dont dépend l'apparition de ces images (NAGEOTTE, 1936).

Les cellules axiales de *Ceramium*.

Disposition anatomique.

Les *Ceramium* sont des Algues filamenteuses, ramifiées, formant des touffes de dimensions moyennes et facilement reconnaissables

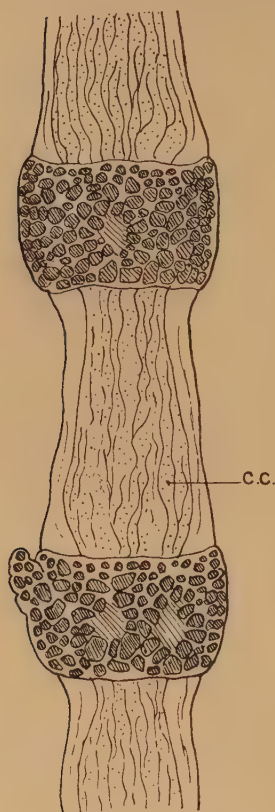


FIG. 3. — *Ceramium spec.* : fragment de l'appareil végétatif montrant les cellules centrales et l'écorce limitée au point des articulations de ces cellules (d'après Oltmanns). C. C., cellule centrale.

par la terminaison en petite fourche (*cérame*) très caractéristique de leurs rameaux. Comme le montre déjà une observation à faible grossissement, les filaments constituant le thalle de ces Algues sont formés par une série de grosses cellules allongées, disposées bout à bout, incolores ou presque — les cellules *centrales* ou *axiales*. A chaque point de jonction de deux de ces cellules des zones d'écorce plus ou moins larges sont développées, formant des sortes de ceintures composées de petites cellules corticales intensément colorées (fig. 3). Dans les espèces plus robustes, qu'on rapporte généralement au *Ceramium rubrum*, la cortication, toujours plus développée, plus épaisse aux points de jonction de deux cellules axiales, s'étend sur toute la surface de ces dernières et les recouvre complètement ; ce sont donc des formes au thalle complètement cortiqué et dont les cellules axiales ne peuvent être observées que par transparence ou sont même tout à fait inaccessibles à une observation directe. L'aspect très particulier du contenu cellulaire des cellules axiales des *Ceramium* n'a pas manqué d'attirer l'attention de nombreux algologues ; et parmi les cellules axiales des Algues rouges en général, lesquelles, comme nous avons déjà eu l'occasion de le dire, ont depuis toujours constitué l'objet d'un intérêt tout spécial, celles des *Ceramium* offraient le grand avantage d'être directement accessibles à l'observation, tout au moins dans les espèces à cortication réduite. Dans la

littérature, outre des observations éparses (MOORE, 1885, REINHARD 1884), nous trouvons des ouvrages consacrés à ce sujet, ceux de PHILLIPS (1926), de PETERSEN (1928), de DAMANN (1932) dans lesquels nous

trouvons signalées et décrites certaines particularités des cellules axiales chez *Ceramium*. Cependant une étude plus précise, au moyen de méthodes cytologiques modernes, s'imposait.

Les cellules axiales des espèces du genre *Ceramium* se présentent, comme nous le verrons au cours de cet exposé, avec des particularités et une complexité de structure beaucoup plus accentuées que celles des cellules centrales des autres Algues rouges ; c'est que dans ces espèces, où ces cellules se trouvent en contact direct ou presque avec

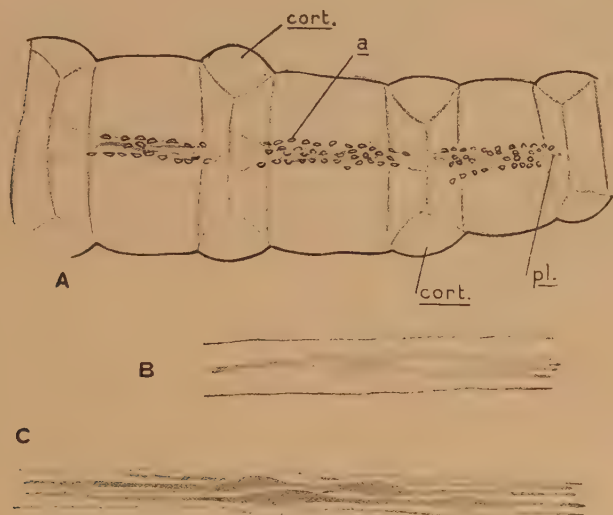


FIG. 4. — Tractus axial dans les cellules centrales vivantes de *Ceramium diaphanum*. — A, cellules centrales très jeunes avec mise au point sur leur axe ; le tractus axial, recouvert (a) de graisses amylacées, est traversé par quelques rhodoplastes filamenteux (pl.) ; *cort.*, *cort.*, profil des zones cortiquées. B et C, rhodoplastes dans le tractus axial de cellules plus âgées.

le milieu extérieur, à des caractères déterminés par une fonction manifestement conductrice viennent se superposer des caractères déterminés par la fonction assimilatrice plus ou moins intense.

Cytoplasme et vacuoles.

Outre la couche périphérique du cytoplasme, collée tout le long des parois cellulaires, la cellule axiale des *Ceramium* présente un cordon très épais de cytoplasme dense, traversant la cellule selon son axe longitudinal. Ce cordon ou tractus cytoplasmique axial (fig. 4) se trouve comme tendu entre les deux synapses de chaque cellule, les synapses occupant le milieu des parois transversales qui séparent les cellules axiales les unes des autres. Si la présence

d'un tractus cytoplasmique axial constitue, comme nous le verrons plus tard, un caractère propre aux cellules centrales des Algues rouges, il n'est nulle part aussi bien individualisé que chez *Ceramium*, car, tandis que dans les autres espèces il devient nettement visible dans des conditions sub- ou postvitales, dans les espèces de ce genre on peut l'observer sur le vivant, surtout si on s'adresse aux cellules toutes jeunes, près du sommet végétatif.

A partir d'un certain niveau, les cellules centrales montrent un appauvrissement de plus en plus accentué de leur contenu cellulaire ; de sorte que dans les cellules des parties basales de la plante le tractus cytoplasmique n'est plus qu'un mince filet de cytoplasme. Une étude microchimique du contenu cellulaire met en évidence, tout d'abord, une accumulation de substances de nature lipidique et protidique, accumulation localisée principalement vers la partie basale, élargie, du tractus cytoplasmique axial de la cellule. Le réactif iodo-ioduré révèle la présence d'amidon floridéen sous forme de nombreux et petits grains tout le long de ce même tractus (fig. 4, a). En outre, chez certaines espèces, des cristoalloïdes protéiques de forme rhomboïdale se trouvent épars dans le cytoplasme, tandis que des faisceaux de longs cristaux de même nature occupent souvent la partie basilaire du tractus cytoplasmique axial.

Des fragments du thalle de *Ceramium gracillimum*, placés dans une solution de bleu de crésyle dans de l'eau de mer, montrent au bout de 15 à 20 minutes une belle coloration vitale dans toutes leurs cellules. Dans les cellules centrales non cortiquées on observe la formation de précipités vacuolaires assez nombreux. Le suc vacuolaire demeure incolore. Ces précipités, d'un bleu foncé et de petite taille, sont animés de vifs mouvements browniens. Les précipités formés dans les cellules corticales sont par contre peu nombreux et de grande taille ; le contenu des cellules corticales glandulaires apparaît coloré uniformément et d'un bleu pâle au milieu des autres cellules. De nombreux et gros précipités, semblables à ceux observés dans les vacuoles des hyphes centrales de *Furcellaria*, et dont la nature reste également à déterminer, se forment souvent sous l'action de fixateurs. Les réactions principales pour la mise en évidence des matières lipidiques, celles des protides et des mucilages ont donné des résultats négatifs.

Plastes et chondriosomes.

La couche périphérique du cytoplasme des cellules axiales est occupée par de gros rhodoplastes rubanés, fluides, aux contours sans cesse remaniés, formant, dans certaines espèces (*Ceramium rubrum*), un rideau qui permet à peine l'observation du contenu cellulaire dans une cellule vivante. Des plastes bien développés, mais plus

étroits, sont localisés dans le tractus cytoplasmique axial (fig. 4, B, C).

Des chondriosomes, en forme de courts bâtonnets, existent dans le tractus axial et dans la couche périphérique du cytoplasme, parmi les grands plastes fluides ; ils y sont, dans certaines espèces, bien visibles *in vivo* ; P. DANGEARD les a très exactement figurés (p. 369, fig. 354).

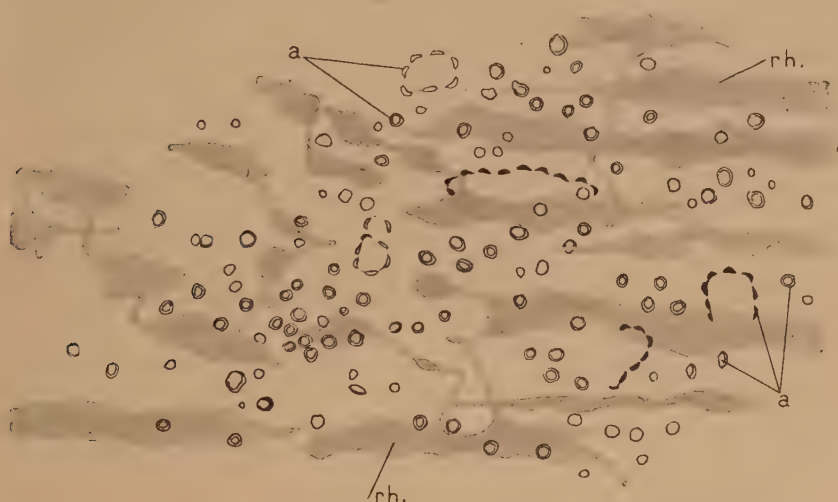


Fig. 5. — Rhodoplastes (rh.) dans le cytoplasme pariétal de *Ceramium*. Remarquer les contours déchiquetés des rhodoplastes et les anastomoses qui les unissent ; les formes de ces éléments n'ont, d'ailleurs, rien de fixe, mais sont, au contraire, sans cesse remaniées. a, a, grains amylacés.

Noyau.

La structure et l'évolution du noyau des cellules axiales des *Ceramium* sont des plus curieuses. (Pl. I, fig. A-E). Déjà dans les cellules toutes jeunes, au voisinage immédiat du sommet végétatif, ce noyau frappe par ses dimensions tout à fait inaccoutumées par rapport à celles, d'abord, des noyaux somatiques ordinaires qui, chez les Algues rouges, sont toujours très petits ($3\ \mu$ environ), ensuite par rapport aux dimensions de la cellule axiale elle-même. Il offre, presque dès le début, la forme d'un cône très allongé, suivant l'axe vertical de la cellule, et mesure environ $18 \times 4\ \mu$ occupant plus de la moitié du tractus cytoplasmique axial (Pl. I, fig. C). Pendant quelque temps, c'est-à-dire dans les segments qui suivent, le noyau continue à s'accroître et, à une certaine distance du sommet, il peut atteindre $35 \times 11\ \mu$ environ. Mais il faut remarquer que cette croissance ne suit pas, même de loin, celle, très rapide, des cellules axiales, de sorte que, dans les cellules ayant atteint leurs dimensions définitives, le

noyau très gros n'occupe pourtant qu'une place insignifiante à un des bouts du tractus cytoplasmique axial.

La structure du noyau a été mise en évidence au moyen de la réaction nucléale de FEULGEN-ROSSENBECK, qui donne des images d'une netteté parfaite, présentant de nombreux avantages sur celles obtenues par une simple coloration à l'hématoxyline. Les nuances extrêmement variées, allant du rouge-pourpre au violet sombre ou presque au bleu-noir, données par cette réaction au niveau des noyaux d'âge différent, traduisent en quelque sorte, d'une manière très frappante, tous les degrés de leur altération progressive. En effet, des noyaux ayant une structure normale, pareille ou comparable à la structure des noyaux somatiques ordinaires des autres cellules végétatives, ne doivent être recherchés que dans les cellules axiales les plus jeunes, qui viennent à peine d'être séparés par l'initiale terminale ; à ce niveau, le noyau montre de nombreux grains de chromatine d'un rouge violacé — teinte normalement conférée par la réaction de FEULGEN à la substance chromatique du noyau. Le brusque accroissement et l'allongement du noyau, selon l'axe vertical de la cellule, sont accompagnés d'un accroissement et d'un allongement des grains de chromatine, qui affectent ainsi la forme et l'aspect de bâtonnets et de grumeaux allongés. (Pl. I, fig. B). Bientôt le noyau, de plus en plus affaissé, se tasse contre le synapse proximal de la cellule contre lequel il paraît presque accolé ; sa structure s'efface ; la substance chromatique très abondante n'est qu'un amas brouillé de grumeaux et de traînées irréguliers, affectant parfois la forme d'un réseau à mailles très irrégulières (Pl. I, fig. D). Cette altération progressive de la structure nucléaire est accompagnée, comme nous l'avons déjà dit, d'un changement de coloration (nuances de plus en plus violacées) sous l'action du réactif de FEULGEN.

Le comportement, en apparence si anormal, du noyau des cellules axiales des *Ceramium* semble correspondre, en réalité, à des états physiologiques bien déterminés de ces cellules. Dans les parties jeunes de la plante les dimensions des noyaux, qui paraissent en disproportion avec celles de la cellule, l'abondance de la matière chromatique, sont sans doute en relation avec l'accumulation d'une quantité considérable de matériaux nourriciers dans les cellules axiales. En effet, chez les *Ceramium*, une division du travail physiologique ne peut pas être réalisée de la même manière que dans les formes à thalle massif, celui par exemple de certaines Rhodomélacées ; les cellules axiales assimilatrices et conductrices paraissent être en quelque sorte des cellules dans lesquelles les substances élaborées sont accumulées et mises en réserve.

Dans les cellules axiales adultes ayant plus ou moins atteint leurs dimensions définitives, la croissance du noyau est arrêtée ; dans ces cellules, de plus en plus pauvres en contenu cellulaire, le noyau

à chromatine diffuse, au contour déchiqueté, dilacéré et d'une teinte violacée très sombre, est un noyau en pleine dégénérescence (Pl. I, fig. E) ; il finit, d'ailleurs, par disparaître tout à fait dans les cellules axiales les plus vieilles.

Considérées dans leur ensemble, les cellules axiales des *Ceramium* frappent premièrement par l'existence de leur tractus cytoplasmique épais, ensuite par une polarisation très accusée de l'ensemble de leur contenu cellulaire y compris le noyau ; ce dernier se trouve orienté du côté proximal de la cellule, se trouvant presque accolé au synapse inférieur de cette dernière (Pl. I, fig. A).

Plasmodesmes.

Les cellules axiales des *Ceramium* ont en général une forme ovale plus ou moins allongée. La surface de contact entre deux cellules voisines est par là très réduite. Sur les parois transversales les séparant les unes des autres on aperçoit de larges orifices encadrés d'un cadre annulaire réfringent et mettant les protoplastes des cellules en contact direct les uns avec les autres. Pour apercevoir ce dispositif il suffit d'écraser de très petits fragments de thalle entre lame et lamelle. Comme le matériel frais montre en général une résistance assez grande, il y a avantage à employer dans ce but du matériel préalablement fixé. Les cellules corticales s'écartant facilement, les cellules axiales apparaissent formant une file ininterrompue. Si la file est cassée au point de jonction de deux cellules, on peut souvent observer de face le dispositif décrit plus haut. Ce procédé était très en faveur parmi les auteurs plus anciens ayant étudié les cellules centrales et les larges synapses les unissant les unes aux autres ; MOORE (1885) décrit les cellules axiales de *Ceramium* comme des « grains enfilés sur un cordon » et figure au point de jonction de deux cellules un anneau épais. Rappelons que, d'après cet auteur, entre les protoplastes de deux cellules axiales voisines s'interpose une membrane criblée de pores fins par où passent de fins tractus cytoplasmiques. Cette membrane criblée apparaît circonscrite de deux pièces annulaires très réfringentes, de nature cytoplasmique. MÜHLDOFF (1937) figure et décrit lui aussi les deux cadres annulaires (fig. 1), mais les considère comme des zones de croissance de la membrane cellulaire. Nous croyons que leur signification est sans importance pour la structure du synapse lui-même. Remarquons seulement pour le moment que, du point de vue de leur nature chimique, ils semblent se comporter d'une manière différente des parois cellulaires.

JUNGERS (1933) voit au niveau du synapse, chez *Ceramium*, un corps lenticulaire, sidérophile, serti dans l'orifice de la membrane transversale. En effet, des images semblables à celles décrites et figurées

par cet auteur sont très fréquentes sur des préparations fixées et colorées à l'hématoxyline. Néanmoins, dans les mêmes préparations on voit, à côté, des synapses au niveau desquels l'existence des deux membranes synaptiques décrites ne fait aucun doute. Donc, dans le premier cas, on a tout simplement affaire aux synapses dont les deux membranes sont plus ou moins confondues.

La coloration au noir Soudan après fixation par le mélange de bichromate de Potassium et formol (méthode I de CIACCIO) donne une coloration intense limitée au niveau de chaque synapse (Pl. VI, fig. *a-d*). Les images ainsi obtenues sont tout à fait superposables à celles observées sur les préparations fixées et colorées à l'hématoxyline (Pl. VII, fig. B) ; les deux membranes synaptiques se trouvent tantôt en contact étroit, tantôt plus ou moins écartées l'une de l'autre. Enfin la figure *a* (Pl. VI) nous montre les deux membranes synaptiques confondues sous la forme d'un corps lenticulaire.

Les figures *c* et *d* de la même planche mettent, en outre, en évidence un détail très intéressant : entre les surfaces de deux membranes synaptiques écartées par une contraction du contenu des cellules correspondantes, on remarque de très fins tractus tendus, qui semblent ainsi témoigner d'une grande viscosité de ces membranes.

Les cellules axiales

de *Delesseria sanguinea* (L.) Lamour.

Plasmodesmés.

Dans les nervures du thalle foliacé de cette Algue on distingue un tissu formé de cellules allongées riches en amidon floridéen, parmi lesquelles on distingue une file de cellules axiales réunies entre elles par de larges plasmodesmés. Les membranes synaptiques, sur du matériel fixé et coloré à l'hématoxyline, apparaissent confondues en une seule formation membraneuse très fine tendue dans l'orifice du plasmodésme (Pl. VI, fig. *i*). La réaction de SMITH-DIETRICH donne une très belle coloration des synapses, mettant en évidence les membranes synaptiques en même temps que les lipides parasynaptiques contenus dans le cytoplasme ; ces derniers peuvent se trouver dans une proportion plus ou moins grande ou tout à fait réduite ; ils peuvent aussi manquer complètement. Ces variations au niveau du synapse traduisent certainement des états physiologiques divers des cellules étudiées. Dans les cellules allongées entourant les cellules de la file axiale on observe de larges synapses dont l'aspect varie selon la présence ou l'absence de l'accumulation lipidique parasynaptique. (Pl. VI, fig. *g, h*.)

Les cellules axiales des Rhodomélacées.

Ce groupe, le plus riche en espèces, présente des cellules axiales typiques. La disposition anatomique de l'appareil végétatif des Algues du groupe des Rhodomélacées est réalisée sous la forme la plus simple, schématique, par les espèces du genre *Polysiphonia*. Comme le nom

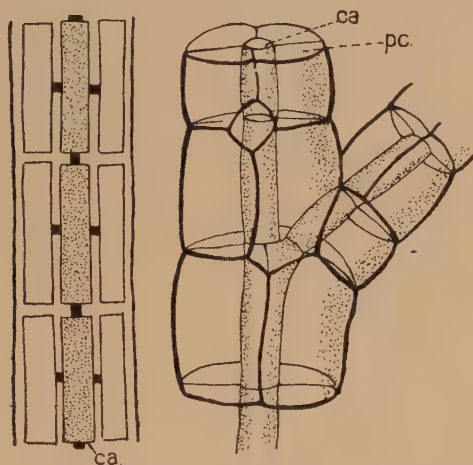


FIG. 6. — A droite : coupe longitudinale schématisée de l'appareil végétatif de *Polysiphonia*. A gauche : *Polysiphonia sertularioides* : fragment de l'appareil végétatif. c. a., cellule axiale. p. c., cellule péricentrale (d'après Falkenberg).

de ces plantes le montre, leur thalle est constitué par un nombre variable d'éléments tubulaires ou « siphons » de longueur égale, formant des étages superposés. Les coupes longitudinales et transversales mettent en évidence une série de cellules centrales ou axiales formant le « *siphon central* » des anciens auteurs (fig. 6). Cette série de cellules axiales se trouve entourée d'un nombre variable de cellules péricentrales. L'appareil végétatif ainsi constitué s'accroît par l'activité d'une cellule apicale, laquelle sépare, par des parois transversales, de nouveaux segments vers sa base. Les cellules axiales communiquent entre elles et avec les péricentrales qui les entourent par de larges synapses d'origine primaire. L'ensemble constitué par les cellules centrales et les péricentrales peut être enveloppé par une ou plusieurs couches de cellules corticales (fig. 7). Dans l'appareil végétatif le plus compliqué d'une Rhodomélacée la charpente fondamentale est toujours constituée selon le plan esquissé plus haut.

LES CELLULES AXIALES
DE POLYSIPHONIA ELONGATA (HUDS.) HARV.

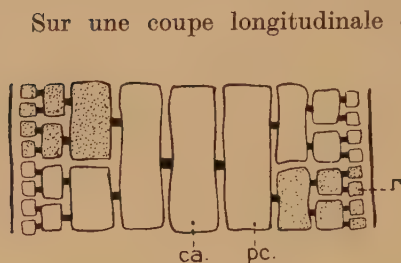


FIG. 7. — Coupe longitudinale schématisée de l'appareil végétatif cortiqué de *Rhodomela*. c. a., cellule axiale. p. c., cellule péricentrale. r, écorce (d'après Falkenberg).

Sur une coupe longitudinale dans du matériel frais, vivant, la série axiale des cellules frappe par son aspect tout particulier dû à l'ensemble des caractères propres à ces cellules. Les cellules axiales, plus étroites que les cellules péricentrales environnantes, au contenu cytoplasmique dense, donnent l'impression d'un « siphon central » continu, car les parois transversales séparant ces cellules les unes des autres sont presque entièrement supprimées ;

une large ouverture permet une communication directe de cellule à cellule.

Cytoplasme et vacuoles.

Le cytoplasme de ces éléments est réparti en deux zones distinctes : une couche périphérique contenant les plastes et une zone profonde à l'aspect plus dense ; cette zone apparaît souvent, même sur des coupes dans du matériel frais, individualisée sous la forme d'un cordon axial épais. Une coloration de ce matériel par le bleu d'indophénol naissant le fait ressortir d'une manière particulièrement nette et démonstrative : tout le cordon axial de cytoplasme épais, plus étroit dans son milieu et élargi vers ses deux extrémités, prend instantanément une belle coloration bleue, coloration qui est plus intense vers son extrémité proximale. Des cordons ou tractus de cytoplasme dense, beaucoup plus réduits que le tractus axial principal, se détachent de ce dernier pour se diriger vers les plasmodemes des parois longitudinales, plasmodemes qui font communiquer chaque cellule axiale avec ses péricentrales. Par coloration vitale au bleu de crésyle les petits synapses, ainsi que le cytoplasme au contact immédiat du large synapse des cellules axiales, apparaissent légèrement colorés en bleu. Avec la mort de la cellule cette coloration devient plus intense.

Une accumulation de cytoplasme plus dense s'observe vers un des bouts de la cellule, généralement vers sa partie basilaire (l'extrémité plus intensément colorée au bleu d'indophénol) ; les colorants spécifiques des lipides montrent l'existence, en grande quantité, de matières lipidiques à ce niveau. La coloration vitale (rouge neutre

et bleu de crésyle) permet de mettre en évidence un assez grand nombre de vacuoles situées sous la couche périphérique du cytoplasme. L'ensemble du système vacuolaire apparaît légèrement pola-

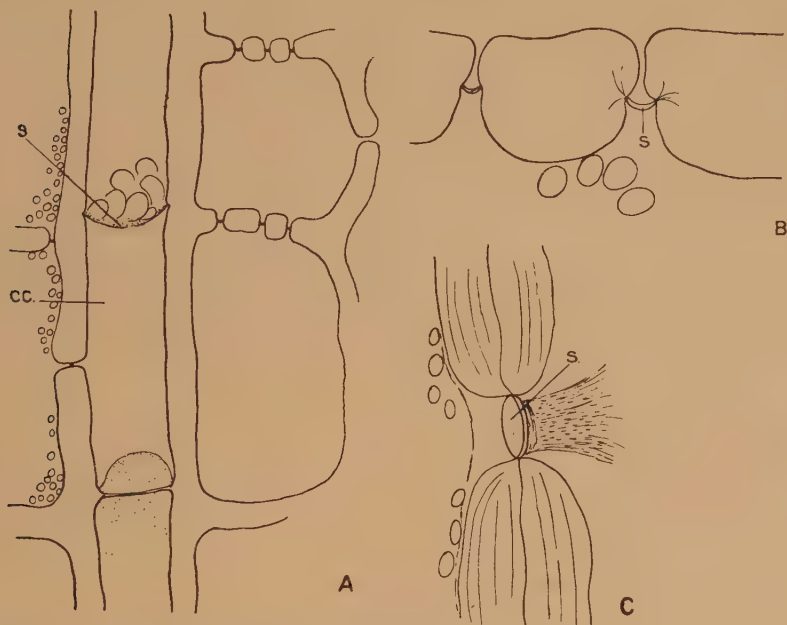


FIG. 8. — *Polysiphonia elongata*: synapses des cellules axiales et péricentrales (matériel frais) ; le synapse des cellules axiales occupe toute la paroi transversale. B et C, synapses latéraux des cellules axiales. c. c., cellule centrale. s., synapse.

risé. On observe parfois de grosses vacuoles, dont certaines présentent une coloration métachromatique, contre le synapse basilaire des cellules axiales (fig. 8 et 9.)

Plastes.

Une mise au point sur la surface d'une cellule vivante montre un réseau serré et très compliqué formé par des plastes ayant des formes de chondriocotes très allongés, ramifiés, au contour souvent variqueux. Ces plastes sont généralement incolores ou très faiblement pigmentés.

Noyau.

On sait que, chez les Rhodomélacées, les cellules initiales, les cellules jeunes et les cellules corticales sont uninucléées, tandis que les

cellules âgées des tissus internes du thalle et de ses ramifications contiennent, au contraire, plusieurs noyaux. Cependant SCHMITZ remarque déjà, chez certaines de ces Algues, des séries de cellules (cellules centrales) qui restent uninucléées, pendant que les cellules voisines, beaucoup plus petites, sont plurinucléées. KYLIN (1923) observe de même des cellules centrales uninucléées chez quelques espèces de Floridées aux cellules polynucléées. Parmi les espèces qui furent l'objet de nos recherches nous avons constaté des faits semblables à ceux observés par les deux auteurs cités ; seule *Polysiphonia elongata* constitue une exception. Dans les cellules centrales jeunes, lesquelles n'ont qu'un diamètre transversal de $6-8\ \mu$, on trouve généralement deux ou trois noyaux volumineux ($4 \times 2\ \mu$, $7 \times 2\ \mu$), de forme allongée, au contour souvent irrégulier et riches en chromatine. Ils se trouvent constamment logés dans le cytoplasme périphérique, accolés aux parois latérales et vers la mi-hauteur de la cellule, plus ou moins en face des synapses latéraux de la cellule centrale (Pl. I, fig. H). Par la suite ces noyaux se multiplient de sorte que, dans les cellules des parties moyennes du thalle, leur nombre peut atteindre sept à dix. Leur forme devient encore plus allongée, fusiforme, leur contour est plus ou moins irrégulier tandis que leur diamètre reste sensiblement le même ($6 \times 2\ \mu$). L'accroissement total de la masse nucléaire dans les cellules centrales, au lieu d'être réalisé par la présence d'un seul « noyau géant » (KYLIN : *Riesenkern*) se fait ici par la multiplication de ces derniers. La substance chromatique abondante s'y trouve sous la forme de gros grains le plus souvent allongés selon le grand axe du noyau ; un réseau chromatique irrégulier et confus est, en général, perceptible. Le nucléole, de grandes dimensions, distinct dans les noyaux des cellules jeunes, l'est moins dans ceux des cellules plus âgées. Les nombreux noyaux des cellules centrales chez *Polysiphonia elongata* forment toujours un groupe compact vers la mi-hauteur de ces cellules, au niveau du tractus cytoplasmique axial de cette dernière. Il nous semble que cette position très constante des noyaux dans les cellules centrales traduit la tendance de polarisation si caractéristique, tendance contrariée, cependant, par la trop grande densité du cytoplasme du pôle proximal de cette cellule, occupé par l'accumulation des lipides diffus dans le cytoplasme.

Plasmodesmes.

Polysiphonia elongata constitue un matériel très favorable pour l'étude des plasmodesmes, non seulement de la cellule axiale mais encore de ceux établissant une communication entre ces dernières et les cellules péricentrales. Plusieurs plasmodesmes se trouvent en outre sur les parois transversales séparant les cellules péricentrales

les unes des autres, de sorte que, sur une coupe longitudinale, ces parois rappellent par leur aspect les plages trouées des tubes criblés (fig. 8, B).

Sur une coupe longitudinale dans du matériel frais, l'épaisseur relativement grande des parois cellulaires d'un blanc argenté rend très visible et très nette l'interruption brusque des parois transversales au niveau des larges plasmodesmes reliant les cellules axiales les unes aux autres. Le diamètre de l'ouverture de ces plasmodesmes présente environ 30μ dans les parties moyennes du thalle. Une différenciation membraneuse très mince, réfringente et bombée vers l'intérieur de la cellule axiale voisine, se trouve enchâssée dans l'ouverture ainsi ménagée (fig. 8A et fig. 9) Sur le matériel fixé et coloré à l'hématoxyline, deux membranes sidérophiles nettement distinctes apparaissent au même endroit ; c'est que les membranes synaptiques, comme on le verra aussi pour d'autres cas, peuvent apparaître tantôt parfaitement séparées l'une de l'autre, tantôt tout à fait confondues. Les colorants spécifiques des lipides, notamment le noir Soudan, colorent les membranes synaptiques en noir intense (méthode I de CIACCIO) (Pl. VII, fig. C, D). Souvent les deux membranes confondues apparaissent en même temps comme englobées dans la masse des matières lipidiques accumulées au niveau du synapse du côté concave de ce dernier (Pl. VII, fig. D). Enfin, la méthode de SMITH-DIETRICH, caractéristique des lécithines, donne au niveau des synapses des images plus ou moins superposables à celles obtenues par l'emploi des colorants spécifiques des lipides. Les membranes synaptiques et une partie au moins des lipides cytoplasmiques prennent une coloration bleu-noir très intense. C'est sur des coupes traitées d'après cette méthode qu'on a pu observer des images du plus haut intérêt : un cadre annulaire coloré persiste souvent au niveau du large orifice du plasmodesme par lequel les deux cytoplasmes sont en communication et en continuation directes. Il est évident que dans ces cas une résorption des membranes synaptiques a eu lieu avec fusion complète des protoplastes voisins. Ce fait confirme ainsi les observations des auteurs anciens, comme KLEIN (1877), qui ont souvent observé une continuité directe entre le contenu cytoplasmique des cellules axiales chez certaines Rhodomélacées.



FIG. 9. — *Polysiphonia elongata*: cellule centrale. s., synapse. v., vacuole. t. ax., tractus cytoplasmique axial.

Les cellules axiales de *Halopitys pinastroides* (Gmel.) Kütz.

Disposition anatomique.

Halopitys pinastroides est une Algue rouge très commune sur les côtes de France. Son abondance en toute saison, sa récolte facile et une assez grande résistance (l'Algue peut être conservée vivante pendant très longtemps au laboratoire) en font un matériel d'étude

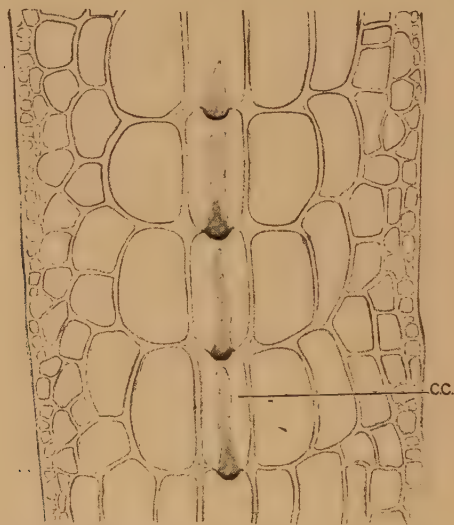


FIG. 10. — *Halopitys pinastroides* : coupe longitudinale et médiane schématisée de l'appareil végétatif. c. c., cellule centrale. $\times 50$.

très favorable. Son thalle cylindrique, ramifié et complètement couvert de courts rameaux aciculaires présente la structure caractéristique d'une Rhodomélacée. Il est parcouru dans son axe par la série de cellules axiales ou centrales dont chacune se trouve entourée de cinq cellules péracentrales ; l'ensemble est entouré d'une écorce plus ou moins épaisse selon la région considérée (fig. 10). Les cellules axiales jeunes voisines du sommet sont hautes de $25-28\ \mu$ et leur diamètre n'excède guère $8-12\ \mu$. A mesure que le rameau croît, ces cellules grandissent et dans les régions plus âgées du thalle leur hauteur peut atteindre $250\ \mu$ pour un diamètre d'environ $130\ \mu$.

Cytoplasme et vacuoles.

Comme dans les cellules axiales des Algues déjà étudiées, le cytoplasme comprend ici deux régions nettement distinctes : le cytoplasme périphérique et le cytoplasme profond. Celui-ci offre, sur les coupes de matériel fixé et coloré, l'aspect d'un tractus dense et épais, tendu dans l'axe du cylindre cellulaire entre les larges plasmodesmes ouverts dans chaque cloison transversale, séparant les cellules axiales les unes des autres. Au premier abord et dans les cellules encore jeunes, si l'on ne remarque pas les interruptions existant au niveau de chaque plasmodesme, les tractus de cytoplasme dense des diverses cellules de la file axiale paraissent constituer un cordon continu, sur lequel les cellules axiales semblent enfilées. Ce tractus, en général, n'est pas discernable sur le matériel frais. Les colorants spécifiques des lipides révèlent l'existence d'une accumulation de matières lipidiques vers la partie proximale de la cellule. Cette coloration peut être effectuée sur des coupes de matériel frais ou, mieux encore, sur du matériel fixé au bichromate de Potassium à 5 p. 100 additionné de formol (méthode I de CIACCIO, insolubilisant les matières grasses). Si les coupes sont passées dans des solvants des graisses, comme l'alcool et l'acétone, la plus grande partie des matières lipidiques se trouve enlevée. Sur des coupes ainsi nettoyées, les réactions de MILLON-DENIGÈS et de TURCHINI mettent en évidence, vers la même extrémité de la cellule, une accumulation de substances protéidiques. Tandis que l'accumulation des substances lipidiques a lieu au voisinage immédiat et en contact avec le synapse, celle des substances protéidiques a lieu à une certaine distance de ce dernier. Les réactifs iodés mettent en évidence dans les cellules axiales, toujours vers leur extrémité proximale, la présence de très petits grains d'amidon floridéen et en quantité insignifiante ; au contraire, les cellules péri-centrales se trouvent littéralement bourrées de gros grains d'amidon.

Les vacuoles semblent occuper la région qui se trouve sous la couche du cytoplasme périphérique sur le vivant ; c'est-à-dire que, sur des coupes effectuées dans du matériel frais, faites de manière à ne pas léser les cellules axiales, la coloration vitale rend discernable leur contour et provoque la formation de nombreux petits précipités animés de mouvements browniens. Dans les cellules axiales jeunes et sur les préparations colorées à l'hématoxyline on aperçoit de gros précipités vacuolaires (Pl. V, fig. E).

Plastes et chondriosomes.

Dans sa partie superficielle, sous la membrane squelettique, le cytoplasme tient en suspension des plastes. Ces derniers, volumineux,

bien développés dans les cellules axiales jeunes voisines du sommet (Pl. V, fig. C), régressent peu à peu de sorte que, dans les cellules plus âgées, ils se présentent avec des dimensions réduites et souvent sous

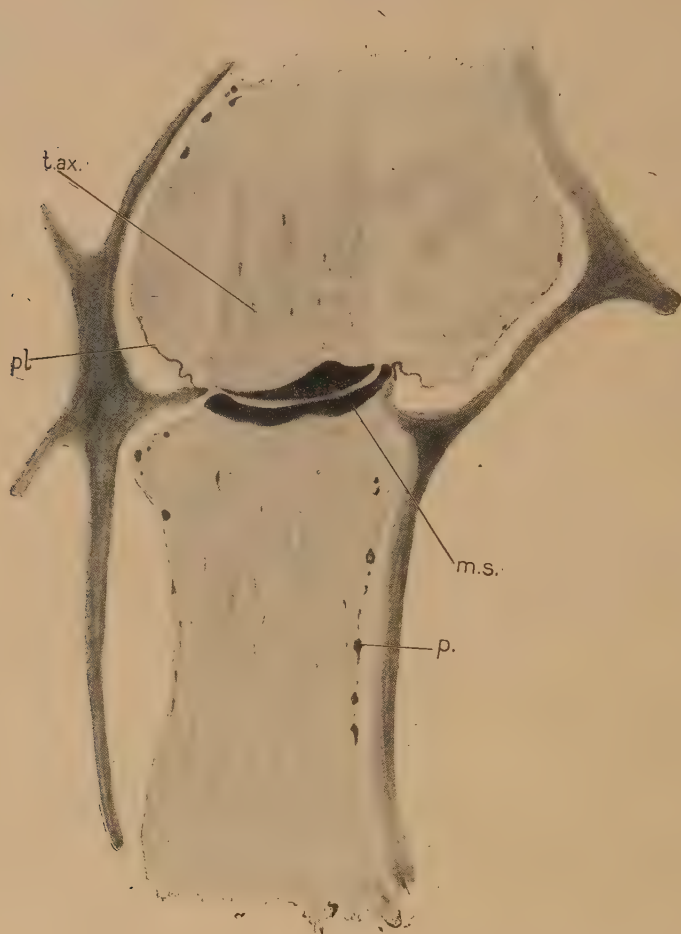


FIG. 11. — *Halopitys pinastroides*: synapse des cellules centrales : les protoplastes des deux cellules s'affrontent au niveau de la lamelle mitoyenne de la paroi transversale. m. s., membrane synaptique délimitant la surface du protoplaste, parfaitement distincte de sa partenaire. t. ax., tractus cytoplasmique axial. pl., plasmalemma. p., plastide. $\times 814$.

des formes mitochondriales (fig. 11). Sous cette couche périphérique, le cytoplasme est dépourvu de plastides, mais contient un noyau et de nombreux chondriosomes ; ceux-ci se présentent dans les cellules jeunes sous la forme de bâtonnets et de chondriocontes (Pl. VII,

fig. A). Dans les cellules adultes ils ont la forme de bâtonnets fusiformes, parfois aussi de longs chondriocentes flexueux. Tous ces éléments se trouvent orientés de la même manière, parallèlement au grand axe de la cellule.

Noyau.

Le noyau qui, dans les cellules végétatives ordinaires, ne dépasse pas 2-3 μ de diamètre, est déjà, dans les cellules axiales jeunes, légèrement plus gros et occupe le milieu du tractus cytoplasmique axial. Il s'accroît en même temps que les cellules axiales et peut atteindre un diamètre de 12 μ . Cependant, comme l'a déjà remarqué KYLIN, l'agrandissement du noyau n'est pas exclusivement en relation avec l'agrandissement de la cellule axiale elle-même. Si on compare le noyau de cette cellule à celui de péricentrales, en général beaucoup plus larges, quoique de même hauteur (donc plus volumineuses que les cellules axiales correspondantes) on constate que leur noyau est plus petit et représente à peu près les deux tiers du noyau de la cellule axiale. Dans les cellules plus vieilles, le noyau, de forme allongée, se déplace vers la partie proximale de la cellule. La structure diffère peu de celle des noyaux végétatifs ordinaires : la chromatine, colorée en rouge pourpre, nuance caractéristique de la réaction nucléale de FEULGEN, est uniformément distribuée dans la masse du noyau, sans qu'un réseau chromatique soit discernable. Un nucléole de dimensions assez grandes est nettement visible.

Polarisation du contenu cellulaire.

Considérée dans son ensemble, une cellule axiale d'*Halopitys pinastroides* présente une certaine polarisation de son contenu protoplasmique ; le cytoplasme, plus dense vers l'extrémité proximale de chaque cellule axiale, montre, dans cette même extrémité, une accumulation de substances lipidiques, qui manquent tout à fait vers l'extrémité opposée de la même cellule. Le noyau, dans les vieilles cellules surtout, montre aussi une légère polarisation vers la partie inférieure de la cellule. Les membranes synaptiques des larges plasmodemes unissant les cellules axiales les unes aux autres, sont fortement bombées vers l'intérieur de la cellule voisine, de sorte que, dans une série de cellules, ces membranes sont orientées de la même manière — vers la partie basilaire de la plante. Cette disposition vient ainsi souligner la polarisation du contenu cellulaire dans l'ensemble des cellules axiales.

Plasmodesmes.

H. pinastroides est, parmi les Algues rouges, une des premières dont les cellules axiales ou centrales et les plasmodesmes ont été observés et étudiés (KLEIN, 1877 ; AMBRONN, 1880 ; VAN TIEGHEM, 1865). Les plasmodesmes, qui nous intéressent ici plus spécialement, occupent le centre de chacune des parois transversales, séparant les cellules les unes des autres. On apprécie à sa juste valeur l'élargissement considérable que subissent les plasmodesmes à ce niveau, si on les compare aux plasmodesmes de dimensions très réduites qui établissent une communication entre les cellules

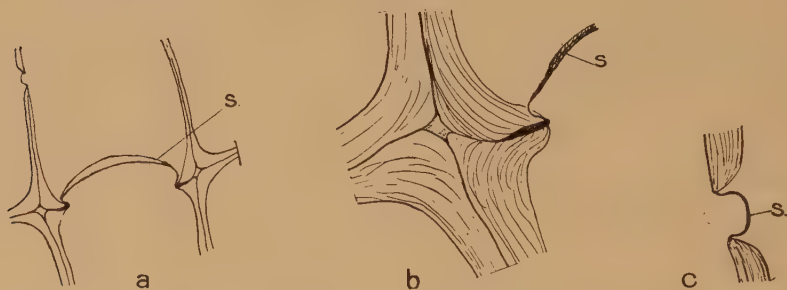


FIG. 12 a-c. — *Halopitys pinastroides* : synapses des parois transversales et latérales d'une cellule centrale (matériel frais). b et c, détails de la figure a observés à un plus fort grossissement ; on remarque une sorte de renforcement de la lamelle mitoyenne de la paroi transversale au niveau de l'insertion du synapse et la structure lamelleuse de la paroi.

végétatives banales et dont le diamètre mesure à peine 1 μ . Ceux qui réunissent les cellules axiales aux péricentrales d'une part, et ces dernières entre elles, sont déjà beaucoup plus larges. Comme l'a déjà remarqué AMBRONN, les gros plasmodesmes de cellules centrales occupent presque toute la surface des parois transversales de ces dernières. Si donc on considère que le diamètre d'une cellule axiale chez *Halopitys*, qui n'a qu'une douzaine de μ au voisinage du sommet végétatif, peut atteindre un diamètre de 200 μ dans les régions plus âgées du thalle, on comprend facilement que cette plante représente un matériel tout à fait avantageux pour l'étude que nous nous sommes proposé d'entreprendre.

KLEIN observe sur les parois transversales séparant les cellules axiales d'*Halopitys* les unes des autres, vues de face, des « Tüpfel » (ponctuations). Des filaments plasmiques, passant par les orifices de la membrane ponctuée, établiraient une continuité entre les cytoplasmes de deux cellules voisines. Il remarque que la partie de la paroi transversale portant les « Tüpfel » est délimitée, par un contour très net, d'une étroite zone périphérique de cette paroi et cette partie médiane

bien délimitée de la paroi transversale est différente, du point de vue chimique, des parties appartenant à la membrane squelettique proprement dite ; si on traite une coupe transversale, sur laquelle la paroi séparatrice est présente, à l'iode et à l'acide sulfurique, on voit bleuir les membranes cellulaires, tandis que la partie médiane de cette paroi se colore en jaune, les « Tüpfel » ou les « Durchlöcherungen » prenant une teinte rougeâtre. Les coupes longitudinales montrent que cette partie de la membrane séparatrice colorée en jaune est très mince ; mais, pas plus que sur les coupes transversales, on ne peut décider de la présence ou de l'absence de véritables pores à son niveau. AMBRONN décrit le « siphon central » d'*Halopitys* avec ses larges plasmodesmes de la manière suivante : « Sie sind untereinander (les cellules axiales) durch die Poren verbunden, die fast so gross wie die Querwände selbst sind ; eine sehr zarte bräunliche Membran schliesst die eine Zelle gegen die andere ab. Auf diese zarte Membran sind tüpfelartige Zeichnungen, die jedoch keine Durchbrechungen, sondern bloss Einsenkungen sind. » AMBRONN considère donc les « pores » entre les cellules axiales comme étant complètement fermés par une membrane obturatrice. Nos propres observations, dont l'exposé suit, montreront ce qu'il y a de vrai et de faux dans les observations faites par ces deux auteurs.



FIG. 13. — *Halopitys pinastroides* : le synapse (s) vu sur du matériel frais.

Sur des coupes pratiquées dans du matériel frais, ce qui frappe d'abord c'est l'interruption très nette de la paroi squelettique épaisse au niveau des plasmodesmes (fig. 12 et 13). Dans l'ouverture large ainsi ménagée — le « pore » d'AMBRONN, — on observe en effet une formation membraneuse très fine, insérée au niveau de la lamelle mitoyenne. Cette image, observée sur le vivant, gagne en netteté sans s'altérer aucunement si on traite la même coupe par l'acide osmique à 2 p. 100 (fig. 13). Cette formation membraneuse apparaît, en général, comme fortement bombée, proéminente dans la cavité de la cellule voisine sous-jacente, et n'est pas autre chose que la membrane obturatrice vue par AMBRONN et KLEIN. En dépit des observations de ces deux auteurs cette membrane apparaît comme étant parfaitement homogène. Si on plonge les coupes (matériel vivant) dans une solution contenant du bleu d'indophénol naissant, on obtient au niveau de la série de cellules axiales une image extrêmement intéressante et curieuse : toutes les membranes « obturatrices » des plasmodesmes apparaissent intensément colorées en bleu foncé et, d'une

manière très visible, comme une série de petites soucoupes insérées tout le long du « siphon » formé par l'ensemble des cellules axiales (fig. 14).

Très souvent, la formation membraneuse en question apparaît colorée en brun sur le vivant, particulièrement dans des parties plus vieilles du thalle. Sur un matériel ayant été conservé plus longtemps dans le formol à 10 p. 100 ou dans l'alcool, elle est toujours colorée plus ou moins intensément en brun-rougeâtre. La coloration est due,

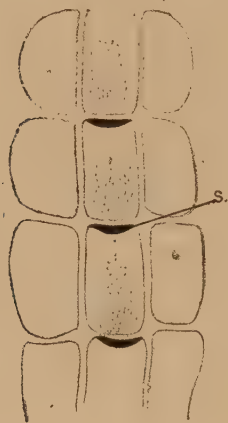


FIG. 14. — *Halopitys pinastroides*: une série de cellules centrales après l'action du bleu d'indophénol naissant; les membranes synaptiques seules apparaissent colorées en bleu foncé.

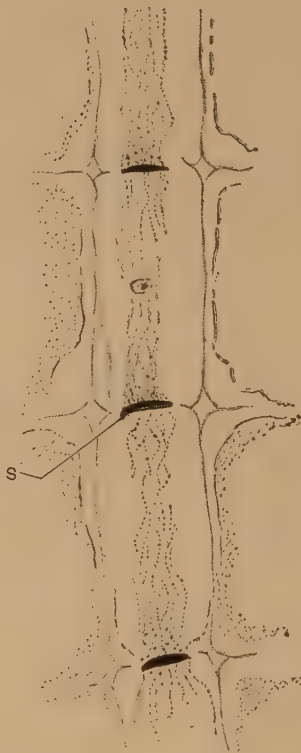


FIG. 15. — *Halopitys pinastroides*: les synapses des cellules centrales montrent des membranes synaptiques distinctes, dissymétriques, colorées en noir (imprégnation à l'osmium d'après la méthode de Kolatschev).

dans ce dernier cas, au pigment des plastes, diffusé dans le liquide fixateur. Un dépôt épais, d'aspect dense, coloré de même, est généralement précipité contre cette membrane dans le matériel ayant séjourné plus longtemps dans du formol; l'ouverture du plasmodesme apparaît obturée dans ce cas par une sorte de disque épais.

Enfin, nous retrouvons la même fine différenciation membraneuse sur des préparations obtenues après la fixation du matériel au liquide IV de REGAUD et coloration à l'hématoxyline ferrique. La plupart

des images pourtant mettent en évidence, au niveau des plasmodesmes, deux membranes sidérophiles et la membrane unique semble en réalité toujours formée par l'accolement de deux membranes plus ou moins distinctes ou complètement confondues. Nous nous trouvons donc en face des images décrites par MANGENOT (1924, 1926) dans l'appareil sporogène des Rhodophycées et mises en évidence par la même méthode. Les membranes aperçues ne sont donc pas autre chose que des membranes synaptiques, qu'on voit souvent se continuer par la fine pellicule ectoplasmique existant à la surface de chaque protoplaste. Les membranes synaptiques apparaissent ainsi, comme MANGENOT l'a observé, observation confirmée récemment par MÜHLDOERF (1937), comme une exagération locale de la pellicule ectoplasmique. Les deux membranes synaptiques sont toujours relativement plus épaisses dans les cellules jeunes où elles peuvent pareillement être distinctes ou confondues (Pl. V, fig. D, E). Si le contenu cellulaire des cellules axiales se trouve contracté, les membranes synaptiques peuvent se comporter de deux manières différentes : ou bien les deux protoplastes, limités chacun par sa membrane synaptique propre, s'écartent plus ou moins l'un de l'autre (fig. 11) ou, au contraire, l'adhérence entre les deux membranes synaptiques étant plus forte, c'est le cytoplasme qui s'arrache de chaque côté de ces membranes qui restent en contact intime (Pl. V, fig. B).

L'imprégnation à l'osmium, d'après la méthode KOLATSCHEV-NASSONOF, donne de très belles images des synapses (fig. 15) ; après le blanchiment des coupes, seul le couple des membranes synaptiques apparaît d'un noir intense. La méthode de l'imprégnation à l'osmium montre, au niveau des petits synapses des parois latérales des cellules axiales, une structure pareille à celle décrite pour les larges synapses de ces cellules. Cette méthode s'avère ainsi très précieuse du point de vue morphologique ; on sait aujourd'hui qu'elle n'a aucune valeur du point de vue histochimique.

Un traitement des coupes, effectuées sur du matériel frais ou fixé, par des réactifs iodés, permet d'observer mieux encore l'interruption complète de la paroi squelettique au niveau des plasmodesmes, interruption pourtant déjà bien visible sans l'emploi d'aucun réactif. Ce simple procédé permet, de même, de nous rendre compte que les membranes synaptiques se comportent comme le cytoplasme et non comme les parois squelettiques. Ce fait reste constant quel que soit le réactif ou le colorant employé. Il est donc à peine nécessaire d'ajouter que toutes les réactions caractéristiques de la membrane cellulaire s'arrêtent nettement au niveau des synapses. L'utilisation d'une solution d'hypochlorite de sodium détruit le contenu cellulaire en même temps que les synapses, quoique ces derniers résistent plus longtemps. Sur des coupes ayant subi ce dernier traitement, lavées

et colorées ensuite par le rouge de ruthénium, la large ouverture ménagée dans les parois transversales séparant les cellules axiales les unes des autres apparaît tout à fait distinctement.

Une étude histochimique plus poussée apporte les dernières précisions sur la nature véritable des membranes synaptiques. Le noir Soudan, le Soudan III et le bleu B. Z. L., qui sont tous des colorants spécifiques des lipides, nous permettent de mettre en évidence l'existence de ces matières au niveau des membranes synaptiques. Les images obtenues par l'emploi de ces colorants sont parfaitement superposables à celles observées sur les coupes colorées à l'hématoxyline (Pl. V, fig. A). Cependant, ces mêmes colorants donnent une faible coloration au niveau des plasmodesmes qui se trouvent sur les parois latérales des cellules axiales et sur les parois transversales séparant les cellules péricentrales les unes des autres. Le comportement si différent de ces deux catégories de synapses n'est pas discernable sur des préparations simplement colorées à l'hématoxyline. Les petits plasmodesmes en question ne fixent bien les colorants spécifiques des lipides que sur le pourtour de leur orifice. Il est intéressant de noter que, sur les coupes ayant subi un traitement prolongé par l'alcool absolu et l'acétone, seul le pourtour des larges plasmodesmes des cellules axiales continue à fixer le noir Soudan ; la résistance aux solvants des matières grasses est extraordinairement tenace à ce niveau.

L'emploi des colorants spécifiques des lipides ayant permis de déceler l'existence de matières lipidiques dans les synapses, certaines réactions histochimiques ont été effectuées au même niveau, dans le but de préciser la nature de ces lipides.

1° La méthode II de CIACCIO pour la mise en évidence des lipides acétono-insolubles, c'est-à-dire des phospholipides, n'a pas donné des résultats très concluants. Sur le matériel ayant subi le traitement compliqué préconisé par cet auteur, les synapses ne retiennent que très faiblement le noir Soudan, mais, chose curieuse, se colorent avec la réaction de SMITH-DIETRICH. D'ailleurs, la méthode proposée par CIACCIO n'est pas encore suffisamment expérimentée et il est possible que l'addition de sels de cadmium ne réussisse pas toujours à empêcher la dissolution des phospholipides.

L'accumulation plus ou moins importante des lipides cytoplasmiques, localisée toujours du côté concave du synapse, est entièrement dissoute par l'acétone.

2° La réaction de ROMIEU pour les lécithines est positive au niveau des synapses.

3° Les lipides cytoplasmiques diffus, de même que ceux des synapses, sont conservés, même après traitement par l'alcool et l'acétone, si le matériel a été préalablement mordancé dans une solution à base de

bichromate de potassium. C'est ainsi que les uns et les autres peuvent être mis en évidence (en totalité en ce qui concerne les lipides des membranes synaptiques, en partie au moins pour les lipides cytoplasmiques) par la méthode de SMITH-DIETRICH révélatrice des composés lipidiques non saturés (lécithines, acides gras non saturés, etc.).

4° En ce qui concerne la réaction au bleu d'indophénol naissant, que nous avons déjà citée au cours de l'exposé sur la structure morphologique des synapses, la coloration obtenue inlique vraisemblablement que ces derniers sont des lieux d'oxydation. D'ailleurs la réaction à la benzidine (méthode de M. PRENANT) montre un bleuissement instantané des coupes plongées dans ce réactif. La série des cellules axiales montre en outre une coloration diffuse, tandis que les synapses, aussi bien les petits synapses que les larges synapses reliant ces cellules les unes aux autres, présentent une coloration extrêmement intense.

Aux faits exposés plus haut nous croyons utile d'ajouter les remarques suivantes : 1° L'action combinée prolongée, effectuée à chaud, des solvants des graisses, enlève aussi bien les lipides diffus du cytoplasme, accumulés au niveau des synapses, que les lipides du synapse lui-même. Les colorants spécifiques des lipides ne sont fixés, après pareil traitement, que sur le pourtour de l'ouverture des plasmodesmes ; *mais les membranes synaptiques, en tant que différenciations individualisées, demeurent bien visibles*. Les réactions pour la mise en évidence des protides n'ont donné aucun résultat à leur niveau. 2° Dans le matériel fixé au liquide de BOUIN ou quelque autre liquide ne contenant pas de bichromate de potassium, les colorants spécifiques des lipides ne mettent en évidence ces dernières substances qu'au pourtour de l'ouverture des plasmodesmes ; le synapse lui-même se colore d'une manière très faible ou pas du tout. 3° Aussi bien après l'action prolongée de l'acétone (CIACCIO II) que de l'alcool absolu, la réaction de SMITH-DIETRICH colore encore les membranes synaptiques en bleu assez foncé ; ces membranes, confondues dans les synapses des cellules axiales, apparaissent sur les coupes soumises à cette dernière réaction comme de très fines membranes translucides (1).

Les cellules axiales des Laurencia.

Le thalle épais de consistance cartilagineuse des Algues présente un tissu médullaire formé de cellules plus ou moins allongées, mais

(1) Dans ces conditions il est difficile de parler de nuance et de préciser l'intensité de coloration ; on sait que seule la couleur noire indiquerait la présence des lécithines (ESCHER). Dans le cas contraire, la réaction indique seulement la présence de corps gras, saturés ou non.

parfaitement semblables, de sorte qu'il est impossible de distinguer, parmi ces dernières, une file ou des files de cellules centrales. Les synapses reliant ces cellules les unes aux autres en séries longitudinales présentent des dimensions considérables par rapport au diamètre transversal de ces mêmes cellules, et cette particularité semble plus accentuée pour certaines séries de cellules, ce qui pourrait être un signe d'une spécialisation plus grande en vue d'une fonction conductrice. Malgré leurs dimensions qui sont, en moyenne, de 1 à 2 μ (1), les synapses des *Laurencia* présentent un matériel très favorable à l'étude, surtout en ce qui concerne une étude histochimique, grâce au nombre très grand de synapses bien visibles qu'on obtient sur une coupe longitudinale dans le thalle de ces Algues ; en plus, outre les synapses occupant les parois transversales des cellules médullaires et qui apparaissent coupés transversalement, un nombre considérable de synapses disposés sur les parois latérales des cellules médullaires et visibles de face apparaissent sur la même coupe. Sur des coupes fixées et colorées à l'hématoxyline, les synapses ont généralement la forme d'une petite lentille sidérophile enchâssée dans l'ouverture des plasmodesmes. Elles se colorent aussi avec le noir Soudan, mais seulement après fixation avec un liquide fixateur à base de bichromate de potassium. Cette coloration ne réussit plus avec un matériel fixé et conservé dans du formol ou de l'alcool ; cependant un cadre annulaire encerclant l'ouverture du synapse demeure fortement colorable. Ce cadre est bien visible sur le matériel frais, ayant l'aspect d'un anneau épais et réfringent. Les membranes synaptiques montrent une grande résistance à l'action de l'eau de Javel. De très larges synapses se trouvent aussi sur les parois transversales des cellules qui forment les longs poils ramifiés occupant le sommet végétatif des *Laurencia*.

LES CYSTOCARPES DE QUELQUES FLORIDÉES

La structure et le développement de l'appareil sporogène des Floridées, les relations qui existent entre les éléments dont l'ensemble compose cet appareil, sont souvent d'une très grande complexité. En outre, ces relations, et la situation dans l'espace de ces éléments, changent à divers stades de développement ; il y a donc très souvent lieu d'envisager dans le cystocarpe d'une seule et même espèce non une disposition anatomique immuable, mais des dispositions anatomiques correspondant à divers stades de développement de ce

(1) Les synapses reliant les cellules verticales atteignent à peine un diamètre de 1 μ .

même cystocarpe. Seule une connaissance approfondie et précise de ces dispositions et de leurs variations permet une orientation sur des coupes passant aux différents niveaux de l'appareil sporogène. Or cette orientation est tout à fait indispensable et doit précéder l'étude cytologique dans laquelle il s'agit de pouvoir identifier et suivre le même élément à travers toutes ses phases de développement.

La seconde partie du présent mémoire comprendra l'étude des caractères cytologiques des éléments dont l'ensemble constitue l'appareil sporogène des Floridées. Avant d'aborder les résultats de nos recherches personnelles, nous allons donner un aperçu aussi court que possible des caractères généraux de la reproduction sexuée dans ce groupe d'Algues, indispensable à l'intelligence et à l'interprétation des résultats acquis. Un exposé de l'état actuel des recherches sur la question qui nous intéresse est compris dans la partie historique de cet ouvrage (cf. p. 15).

Caractères généraux

de la reproduction sexuée chez les Floridées.

Les Floridées représentent le groupe le plus différencié, parmi les Algues rouges, du point de vue de leur reproduction qui est accompagnée de phénomènes très particuliers et très complexes.

L'élément femelle, le carpogone, est constitué par une cellule pourvue d'un prolongement — le trichogyne —, destiné à capter la cellule mâle. Le carpogone se trouve généralement au sommet d'un court rameau formé par quelques cellules à peine, et qu'on distingue sous le nom d'axe carpogonial. Le carpogone contient le noyau sexuel femelle. Les cellules mâles immobiles — les spermaties —, amenées par les mouvements de l'eau, se fixent sur le trichogyne. La membrane de ce dernier se détruisant au point de contact, le contenu du gamète mâle se déverse à l'intérieur du trichogyne. Après la fusion des noyaux mâle et femelle, le trichogyne est séparé du carpogone par la formation d'un bouchon gélinifé et se flétrit. L'œuf formé n'est jamais individualisé : il est dépourvu d'une membrane propre et reste enfermé dans les parois du carpogone. Sans passer par une période de repos, il germe aussitôt et son développement aboutit à la formation d'un embryon, sorte de plante minuscule, qui demeure greffée sur la plante-mère aux dépens de laquelle il se nourrit. Le point de contact entre cet embryon-parasite et la plante-mère peut être simple et unique ; en d'autres cas, au contraire, plusieurs contacts peuvent exister et les relations entre l'embryon et la plante-mère deviennent très complexes. C'est ainsi que chez les Algues rouges inférieures — Néma-

lionales —, l'œuf, en germant, produit, directement, un buisson de filaments sporogènes ramifiés, constituant la plante minuscule et parasite — le *gonimoblaste*. Les cellules terminales du gonimoblaste se gonflent et donnent les carposporanges, dont le contenu forme, à la maturité, une carpospore. Mais les choses se compliquent plus ou moins selon les divers groupes considérés. Ainsi chez certains types de Floridées, des cellules à contenu cytoplasmique riche en matières nourricières — *cellules nourricières* — se trouvent au voisinage immédiat du carpogone ou, au contraire, sont plus ou moins éloignées de ce dernier. Dans ce cas, l'œuf assimile le contenu des cellules nourricières avant de produire un gonimoblaste. Les cellules nourricières peuvent être groupées ensemble, constituant un véritable tissu nourricier. Parmi les cellules nourricières, certaines jouent un rôle très spécial, car le gonimoblaste vient se former à leur niveau. Le noyau diploïde du carpogone émigrant à leur intérieur. A ces cellules nourricières au rôle si spécial, on réserve le nom de *cellules auxiliaires*. Les cellules auxiliaires établissent donc la liaison entre les filaments gonimoblastiques et la plante-mère ; ces derniers puisent leur nourriture par l'intermédiaire de la cellule auxiliaire. Lorsque ces cellules manquent, comme c'est le cas pour les Némationales, les matières nourricières sont conduites par l'axe carpogonial.

Le gonimoblaste, avec la masse de carpospores qu'il produit, peut être dépourvu de toute enveloppe protectrice ou, au contraire, peut être enfermé dans un péricarpe formé par une ou plusieurs couches de cellules. L'ensemble formé par le gonimoblaste et son enveloppe a reçu le nom de *cystocarpe*, mais cette dénomination s'applique généralement aussi bien aux gonimoblastes dépourvus de péricarpe ; dans ce cas ils se présentent sous la forme d'un simple amas de carpospores, tandis que les cystocarpes proprement dits ont, le plus souvent, la forme d'une urne ou d'une bouteille percée à son sommet d'un orifice par lequel s'échappent les nombreuses carpospores. Les cystocarpes peuvent être extérieurs, formant de petites verrues couvrant le thalle de l'algue ou, au contraire, sont plus ou moins profondément enfouis dans la profondeur des tissus.

Dans les Floridées à organisation supérieure, les cellules auxiliaires sont formées après la fécondation ; de même, l'axe carpogonial, le carpogone, les cellules auxiliaires ou les cellules-mères de ces dernières, ainsi qu'un certain nombre de cellules nourricières sont souvent groupés, formant un ensemble plus ou moins individualisé auquel on a donné le nom de *procarpe*. L'existence d'un procarpe est fréquente chez les Floridées et traduit un perfectionnement réalisé par un groupement d'éléments nécessaires au développement du gonimoblaste. Il est intéressant de noter que la formation des procarpes s'est réalisée d'une manière indépendante dans les différentes séries de Floridées.

Dans le cystocarpe mûr de nombreuses Floridées il se forme, au centre de ce dernier, un syncytium (Fusionzelle) provenant de la fusion de plusieurs cellules appartenant, d'un côté, à la plante-mère, de l'autre à l'embryon, et qui constitue ainsi un véritable placenta. Le développement du zygote en gonimoblaste, la constitution du procarpe, la présence ou l'absence de cellules auxiliaires typiques sont autant de caractères qui servent de base à la distinction des grands groupes de Floridées.

Les cystocarpes de quelques Rhodomélacées.

L'ANATOMIE DU CYSTOCARPE DES RHODOMÉLACÉES ET LES LIGNES GÉNÉRALES DE SON ÉVOLUTION

Le cystocarpe des Rhodomélacées présente une grande uniformité du point de vue anatomique. Des renseignements sur ce sujet se trouvent dans les travaux de KYLIN (1914-23-28-34), ainsi que dans un grand nombre d'autres ouvrages, qui les ont précédés : BORNET et THURET (1867), JANESENSKI (1876), SCHMITZ (1883), ASKENAZY (1888), FALKENBERG (1901), YAMANOUCHI (1906), CONOLLY (1911).

Le procarpe se forme dans le groupe des Rhodomélacées aux dépens d'un trichoblaste (rameau monosiphoné à croissance limitée). Un des segments de ce dernier se met à se diviser et forme un ensemble de cellules composé d'une cellule centrale entourée de cinq péricentrales. La dernière péricentrale séparée constitue la *cellule péricentrale fertile du futur procarpe* : elle est plus grande que les autres péricentrales et présente un contenu cytoplasmique très riche. La cellule péricentrale fertile produit trois rameaux secondaires très réduits, notamment : un rameau carpogonial formé de quatre cellules, un rameau latéral formé de deux cellules stériles, un rameau basilaire unicellulaire — cellule stérile basilaire ; le nombre de cellules stériles du procarpe peut d'ailleurs varier d'après les espèces. On donne le nom de cellule-support (Tragzelle) à la cellule péricentrale fertile. Tous les éléments du jeune procarpe produit par cette cellule présentent un contenu cytoplasmique très dense. Tandis que la cellule support et les cellules stériles présentent un seul noyau, les cellules de l'axe carpogonial présentent dès le début deux noyaux.

Tout de suite après la fécondation, la cellule péricentrale fertile ou la cellule-support sépare, vers sa partie supérieure, une nouvelle cellule, la cellule auxiliaire. Le noyau fécondé se divise une fois à l'intérieur du carpogone ; ensuite un des noyaux formés émigre à l'intérieur de la cellule auxiliaire, grâce à une communication qui

s'établit entre ces deux cellules. Le nombre des cellules stériles s'accroît par une division des cellules stériles préexistantes. Les cellules stériles, tout comme les cellules auxiliaires, augmentent de volume et leur cytoplasme se charge de matières nourricières. Une première cellule du gonimoblaste est séparée par la cellule auxiliaire et, à partir de cette première cellule, se forme le buisson des filaments gonimoblastiques. Les cellules terminales de ces filaments forment les carposporanges. Chacune des cellules ayant donné une carpospore produit, latéralement, deux ou trois cellules nouvelles, lesquelles, à leur tour, séparent de nouvelles carpospores ; ensuite, les cellules subterminales produisent, latéralement, d'autres rameaux se comportant de la même manière. Avant la séparation de la première cellule du gonimoblaste, le contenu de la cellule auxiliaire et celui de la cellule-support commencent à fusionner, tandis qu'entre cette dernière cellule et les cellules stériles s'établissent de larges communications directes à la place des plasmodesmes de taille réduite. Au fur et à mesure que le cystocarpe se développe, il se produit une fusion complète entre les cellules auxiliaires et la cellule-support auxquelles s'ajoutent la cellule centrale fertile et de vieilles cellules du gonimoblaste. Un gros syncytium prend naissance vers la partie basilaire du cystocarpe. Les matières nourricières nécessaires au développement des carpospores sont fournies par l'intermédiaire de ce gros syncytium, car il se trouve en communication avec la file de cellules centrales conductrices de la plante-mère.

Le péricarpe prend naissance, principalement, par la division des cellules péricentrales du segment fertile. Il est constitué, au commencement, par une seule couche de cellules, lesquelles peuvent être considérées et fonctionnent comme des cellules centrales. Ces cellules de la couche d'abord unique du péricarpe forment, vers l'extérieur, des cellules péricentrales en général au nombre de deux. Dans le cas où ces péricentrales donnent, à leur tour, des cellules corticales, le péricarpe se trouve formé de plusieurs couches de cellules. Les cellules profondes de la paroi présentent, pendant les premiers stades de développement du cystocarpe, un riche contenu cytoplasmique. Celles qui se trouvent à proximité immédiate de la cellule centrale deviennent en même temps plurinucléées.

LE CYSTOCARPE DE *HALOPITYS PINASTROIDES* (GMEL.) KÜTZ

L'appareil sporogène de cette Rhodomélacée présente la structure et le développement communs aux Algues faisant partie de ce vaste groupe de Floridées, si riche en espèces. L'exposé des résultats d'une étude anatomique sur le cystocarpe de *H. pinastroides*, quoique ori-

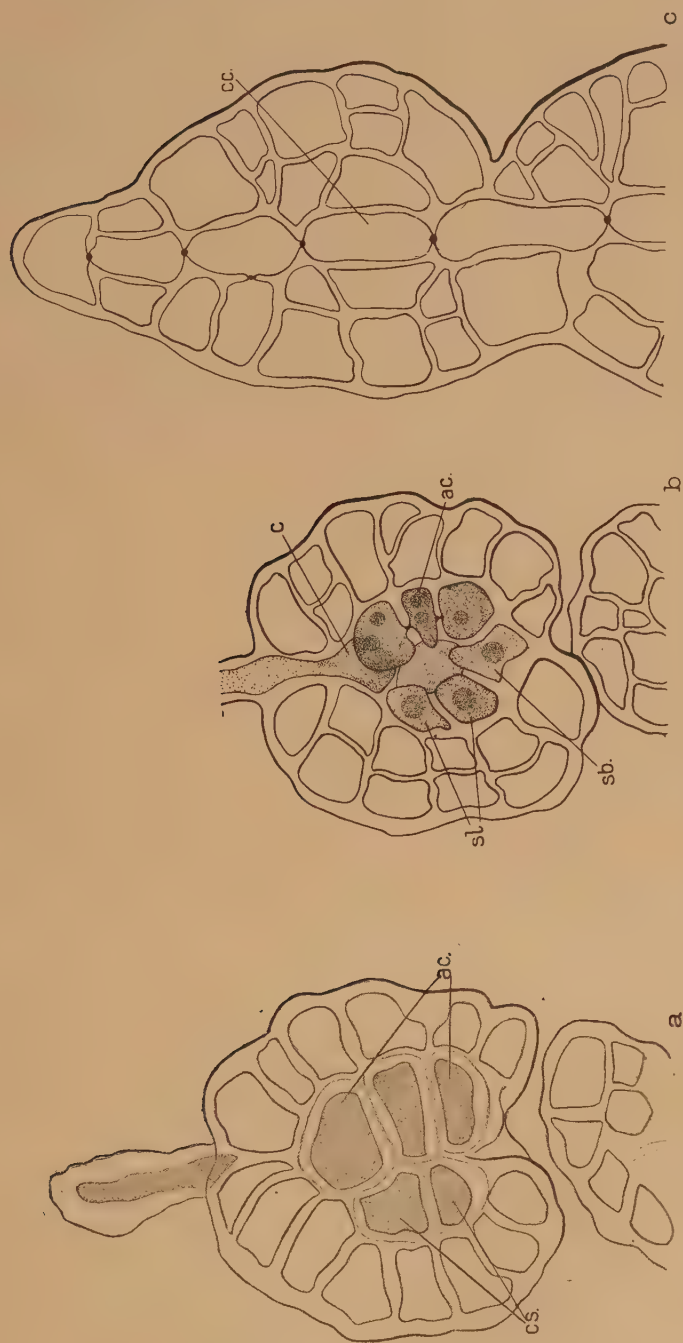


FIG. 16. — a, b, c. — *Halopitys pinastroides*: trois coupes successives dans un jeune procarpe. c. s., cellules stériles. s. l., cellules stériles latérales. s. b., cellule stérile basale. c., carpogone. a. c., axe carpogonial. c., cellules centrales (diamètre du procarpe $66 \times 69 \mu$ environ).

ginal, nous obligerait à une répétition de ce qui a été déjà dit plus haut sur la structure et le développement de cet appareil chez les Rhodomélacées en général, car, comme nous l'avons déjà fait remarquer, ce dernier groupe présente, de ce point de vue, une très grande uniformité. C'est pourquoi, sans consacrer un chapitre spécial à ce sujet, nous nous contenterons d'y revenir chaque fois que cela sera nécessaire au cours de l'étude des caractères cytologiques des éléments constitutifs de l'appareil sporogène de cette Algue.

Le jeune procarpe, au premier stade de son développement, n'a qu'un diamètre de $55\ \mu$; il comprend un ensemble de cellules parmi lesquelles on reconnaît aisément une cellule-support sur laquelle se trouvent attachés : l'axe carpogonial, les deux cellules stériles latérales, une cellule stérile basale (fig. 16 *a-b-c*), le tout inséré sur une cellule de la file de cellules centrales du rameau fertile. Nous étudierons, successivement, le cytoplasme et les vacuoles, le chondriome, les plastes et le noyau de ces éléments et nous les suivrons à travers les transformations qu'ils subissent pendant les diverses phases de l'évolution du jeune cystocarpe jusqu'au stade mûr de ce dernier. Nous ajouterons, à la fin de cette étude, celle des plasmodemes reliant les uns aux autres tous les éléments d'un cystocarpe.

Cytoplasme et vacuoles.

Les auteurs ayant étudié l'appareil sporogène des Algues rouges mentionnent l'aspect dense du contenu des cellules dont l'ensemble constitue le procarpe. On voit, en effet, ces éléments, spécialement les cellules de l'axe carpogonial, retenir avec force les colorants, notamment l'hématoxyline ferrique ; leur différenciation est une opération difficile. Ces mêmes éléments se colorent plus ou moins intensément avec les colorants spécifiques des lipides et, d'autre part, donnent des réactions de protéïdes, spécialement celles de MILLON-DENIGÈS et de DERRIEN et TURCHINI. Ces faits mettent en évidence la très grande richesse du cytoplasme des cellules du procarpe en matériaux nourriciers, ce qui explique l'aspect dense de leur cytoplasme. La cellule carpogoniale seule fait exception et présente un contenu cytoplasmique relativement pauvre.

Au cours des phases ultérieures de développement, le cytoplasme des éléments constituant le jeune cystocarpe, éléments qui augmentent beaucoup de volume, se présente avec le même aspect dense, retenant toujours assez fortement les colorants spécifiques des lipides.

Enfin, dans le cystocarpe mûr ou presque mûr, le cytoplasme du placenta, des cellules gonimoblastiques et des carpospores présente le même aspect dense et, dans le syncytium central, d'apparence

granuleuse. Les colorants spécifiques des lipides, dans cette dernière phase du développement de l'appareil sporogène, se fixent bien au niveau des jeunes carpospores et des jeunes cellules gonimoblastiques ; ils ne sont pas fixés par le cytoplasme des carpospores mûres, ni par celui du syncytium central.

Le système vacuolaire semble représenté, dans les cellules du procarpe au contenu dense, par de nombreuses et très petites vacuoles, difficiles à mettre en évidence. Dans les cellules du gonimoblaste, une coloration vitale montre plusieurs petites vacuoles donnant des précipités vacuolaires intensément colorés et animés de mouvements browniens. Le gros syncytium central donne une coloration uniforme et diffuse du contenu cytoplasmique tout entier.

Une jeune carpospore apparaît comme entièrement creusée de très nombreuses vacuoles, plus volumineuses vers l'intérieur de la carpospore et plus petites vers sa surface. Les colorants vitaux y déterminent l'apparition de nombreux précipités ; chaque vacuole apparaît, en outre, entourée d'une couronne de petits corpuscules brillants et fusiformes — les jeunes grains d'amidon floridéen. Dans les carpospores mûres, devenues opaques en raison de la présence de nombreux grains d'amidon et de rhodoplastes, les résultats d'une coloration vitale sont plus difficiles à suivre. Néanmoins, on observe de nombreux précipités apparaissant à la surface de la carpospore et qui mettent ainsi en évidence l'existence, à la périphérie de cette dernière, de nombreuses vacuoles de taille réduite.

Sur les préparations fixées et colorées à l'hématoxyline, de très nombreux précipités vacuolaires n'apparaissent qu'au niveau de carpospores toutes jeunes (fig. 18, a).

Chondriome et plastes.

Sur des préparations fixées et colorées, les cellules du procarpe montrent des plastes ayant subi une forte régression et de nombreux chondriosomes, affectant la forme de grains et de courts bâtonnets. Une distinction entre ces deux sortes d'organites n'est possible que grâce à des formes et à des dimensions encore assez différentes. Cependant, la régression des plastes s'accroît de plus en plus pendant les premières phases de développement du procarpe.

Le nombre des cellules constituant ce dernier augmente tout de suite après la fécondation : une cellule auxiliaire est séparée par la cellule-support ; ensuite les cellules stériles se divisent et leur nombre augmente au moins du double (1). Tous les éléments nouvellement formés, ainsi que les anciens, abstraction faite des cellules de l'axe

(1) Une formation de cellules stériles supplémentaires semble bien avoir lieu

carpogonial qui entre en dégénérescence. augmentent rapidement de volume. Dans les phases moyennes de développement du jeune cystocarpe, ces éléments sont caractérisés par des parois très épaissies et gélifiées ; à ce moment, la lignée des plastes se trouve complètement confondue avec celle des chondriosomes.



FIG. 17. — *Halopitys pinastroides* : coupe longitudinale d'un cystocarpe mûr ; pl., placenta. n., noyau. m., mucilage emplissant la cavité du cystocarpe. cp., carpospore.

La fécondation du noyau femelle du carpogone a un retentissement, non seulement sur les éléments du procarpe dont elle déclenche le développement, mais aussi sur les éléments purement végétatifs des tissus environnants : premièrement sur les cellules profondes des parois du cystocarpe, ensuite sur celles du tissu subjacent. Les cellules profondes subissent en effet d'importantes modifications de volume et de structure ; ce sont des éléments destinés à constituer un tissu trophique formant une réserve supplémentaire de matériaux nourriciers affluant vers le jeune cystocarpe en plein développement. Leur contenu devient dense, leurs noyaux se multiplient et augmentent de volume, comme ceux des cellules trophiques du procarpe ; leurs parois s'épaississent et se gélifient. A la fin de cette évolution, ces cellules se présentent sous un aspect profondément différent de celui des

autres cellules de la paroi, essentiellement assimilatrices, et représentent des éléments destinés à disparaître, étant consommés par le jeune gonimoblaste au fur et à mesure du développement de ce dernier.

Sur des préparations fixées et colorées à l'hématoxyline, leur cytoplasme dense apparaît d'un gris uniforme formant un fond sur lequel se détache *en gris clair* le gros noyau, ensuite un chondriome « pulvérisé » constitué presque exclusivement de chondriosomes granuleux, uniformément distribués dans la cellule. Sur une même coupe, la cellule auxiliaire, la cellule-support et les cellules stériles se distinguent facilement par leur aspect différent : sur le fond clair constitué par le cytoplasme on distingue de nombreux chondriosomes en forme de bâtonnets courts ou de grains, et un noyau *retenant fortement l'hématoxyline*.

La cellule auxiliaire, qui est destinée à recevoir le noyau fécondé et à l'intérieur de laquelle ce noyau commence à se diviser, donnant naissance à la lignée des noyaux sporogènes diploïdes, produit tout d'abord une première ébauche de gonimoblaste formée de quelques filaments très courts ; ce gonimoblaste est destiné à dégénérer bientôt et se trouve remplacé par un autre, définitif, dont le développement aboutit à la formation des carpospores. Les carposporanges se forment de la manière déjà décrite ; une cellule du gonimoblaste, ayant séparé un carposporange, forme, latéralement, un court rameau de 2-3 cellules, qui, à leur tour, séparent d'autres carposporanges et, latéralement, forment un nouveau rameau court, et ainsi de suite. Dans un cystocarpe mûr, ayant atteint un diamètre de 580-600 μ , on trouve, dans son centre ou, plus exactement, un peu latéralement vers sa base, un gros syncytium, un véritable placenta, formé par la fusion complète des cellules auxiliaires, péricentrales et centrales fertiles et quelques vieilles cellules du gonimoblaste (fig. 17). Ce placenta présente de nombreux prolongements digitiformes qui sont le point de départ de courts rameaux gonimoblastiques, ou produisent directement des carpospores. Le placenta avec ces prolongements digitiformes présente des caractères cytologiques semblables à ceux des cellules pariétales profondes : un cytoplasme dense aux nombreux et volumineux noyaux, un chondriome « pulvérisé » formé par une masse de chondriosomes tous pareils, granuleux, uniformément distribués dans le cytoplasme. Il n'y a là rien d'étonnant : le gros syncytium représente, avant tout, un élément trophique du cystocarpe ; une même fonction physiologique imprime des caractères cytologiques semblables.

Si on considère les carpospores, on constate que la reconstitution des plastes différenciés se produit à leur niveau par toute une série d'intermédiaires semblables à ceux que l'on observe dans les cellules d'un méristème caulinaire de Phanérogame au moment de la formation des chloroplastes. En effet, si on considère une carpospore toute jeune,

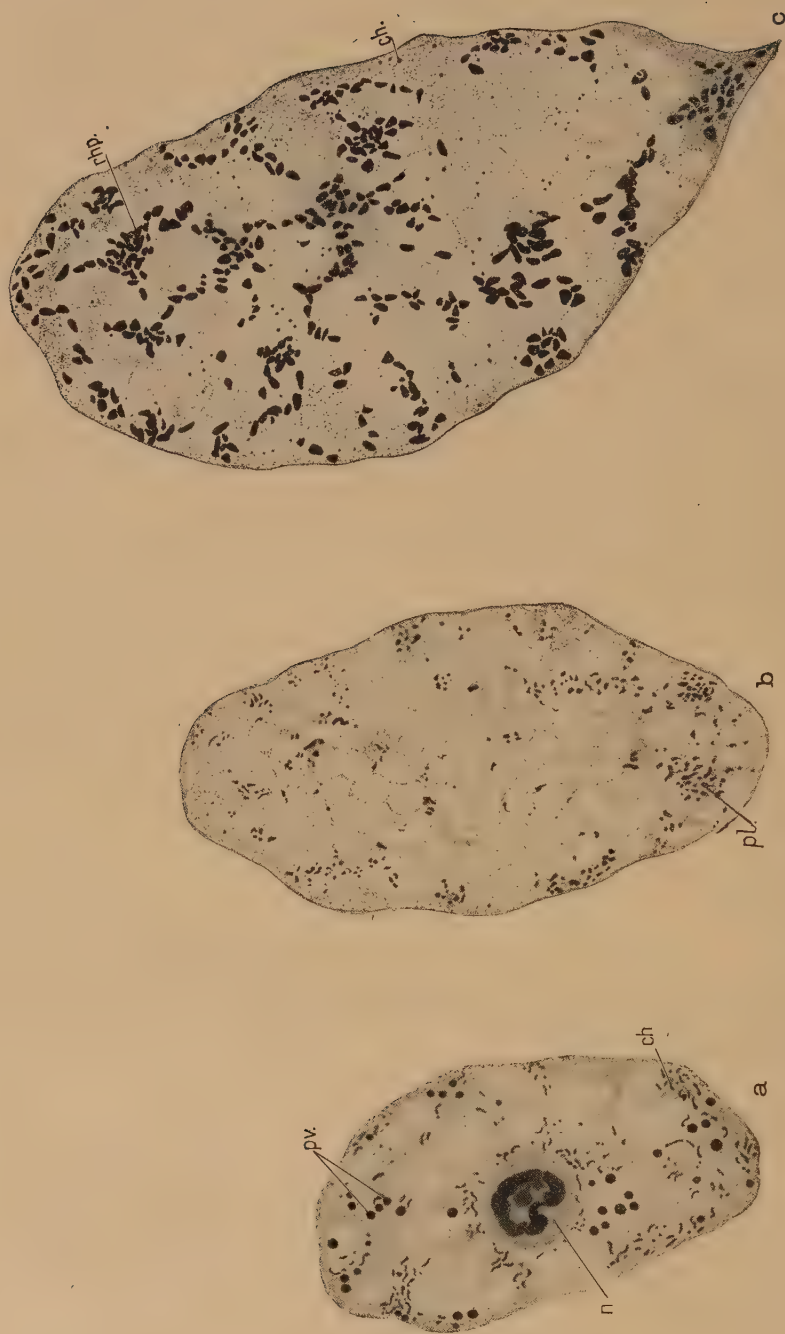


FIG. 18 a, b, c. — *Halopitys pinastroides*: carpospores à différentes phases de développement. n., noyau. ch., chondriosomes. p. v., précipités vacuolaires. pl., jeunes plastides. rhp., rhodoplastes.

En a, axe longitudinal : 93 μ .

En b, axe longitudinal : 119 μ .

En c, axe longitudinal : 150 μ .

(fig. 18, *a*), on voit, à côté de nombreux précipités vacuolaires, un chondriome dont les éléments, très petits, affectent la forme de bâtonnets, granules, tétards ou courts filaments flexueux. Dans les carpospores plus évoluées (fig. 18, *b*) on distingue des plastes en voie de croissance et des chondriosomes proprement dits. Enfin, dans une carpospore mûre, on trouve des rhodoplastes définitivement formés mêlés à des mitochondries (fig. 18, *c*). Dans cette dernière phase de développement, les plastes se chargent de pigment et se trouvent groupés surtout à la surface de la carpospore, ensuite autour du noyau ; on en trouve aussi dans l'épaisseur du cytoplasme, entre les gros grains d'amidon floridéen, dont les carpospores se trouvent littéralement bourrées et qui, chez *Halopitys*, se trouvent assez bien conservés par le liquide fixateur de REGAUD.

Amidon.

Sur le vivant, les grains d'amidon présentent une forme lenticulaire ; un hile brillant est souvent visible dans leur centre et ils laissent percevoir parfois une structure stratifiée. Sous l'action des réactifs iodo-iodurés, l'amidon de la carpospore se colore d'abord en brun-rouge, ensuite en violet foncé, de sorte que la carpospore, légèrement contractée, apparaît presque noire. Les grains d'amidon isolés, après ce traitement, présentent des aspects très curieux : ils donnent l'impression de se comporter comme des vésicules aux parois propres, pleines d'un liquide. Après le traitement par des réactifs iodo-iodurés ils apparaissent plissés, invaginés, comme vidés de leur contenu. Dans les carpospores on peut suivre facilement leur apparition et leur croissance qui se fait d'une manière tout à fait indépendante de celle des plastes.

Le cystocarpe mûr de *Halopitys pinastroides* est entouré de parois (péricarpe) comprenant 5-6 couches de cellules. Ce sont des cellules essentiellement assimilatrices, présentant des rhodoplastes bien développés dans les cellules plus externes et moins bien développés dans les couches de cellules plus profondes.

Mucilage.

Le développement des parois du jeune cystocarpe suit de près et même dépasse celui des éléments essentiels de celui-ci ; il se forme dans le cystocarpe, au début de son développement, un espace libre, comblé plus tard par les carpospores et qui est rempli par un mucilage abondant — produit de gélification des cellules tapissant la cavité du cystocarpe. Ce mucilage de nature pectique se distingue très bien, dans les préparations, des parois très épaisses et gélifiées, de nature

cellulosique, des éléments essentiels du cystocarpe ; l'hématoxyline colore le premier en gris, formant un fond plus ou moins sombre sur lequel se détachent en blanc argenté les parois épaisses de la cellule auxiliaire, de la cellule-support, des cellules stériles et, plus tard aussi, les parois épaisses et gélifiées des carposporanges. Sur des préparations soumises à la réaction de FEULGEN, le mucilage pectique, remplissant la cavité du cystocarpe, se colore en rouge vif, tandis que les parois épaisses et gélifiées des cellules qui s'y trouvent plongées demeurent encore d'un blanc pur.

Noyaux.

L'étude des noyaux du procarpe et du cystocarpe à travers les différentes phases de son évolution a été poursuivie au moyen de la méthode de FEULGEN-ROSSENBECK, méthode très rarement appliquée, jusqu'ici, aux noyaux des Rhodophycées.

Chez *Halopitys pinastroides*, les noyaux se présentent, dans toutes les cellules, comme comprenant essentiellement un ensemble de minuscules grains de chromatine, de dimensions assez inégales, et un nucléole relativement gros ; ce dernier, jamais très apparent, se présente comme un espace dépourvu de chromatine. Cependant, un granule de substance chromatique, nettement distinct par ses dimensions élevées, ou même deux, et dans ce cas de dimensions plus réduites, se détachent sur cette zone nucléolaire. Souvent, il est difficile de décider si ces grains se trouvent à la surface du nucléole ou s'ils sont contenus dans le nucléole même. Les dimensions des noyaux somatiques sont, comme en général chez toutes les Rhodophycées, très réduites et leur diamètre ne dépasse pas, chez *Halopitys*, 3-4 μ . Nous n'avons pu observer de mitoses que tout à fait exceptionnellement : le noyau en métaphase montre des chromosomes gros et assez allongés paraissant être au nombre de 14. Dans les noyaux somatiques ordinaires, le réseau chromatique n'est pas perceptible.

Dans les éléments constitutifs du procarpe et du cystocarpe, le type fondamental de noyau, décrit plus haut, présente des modalités très diverses. Vues dans leur ensemble, les cellules d'un jeune procarpe montrent déjà des noyaux de dimensions légèrement plus élevées (5 μ environ) que celles des noyaux végétatifs ordinaires, mais leur structure est encore identique à celle de ces derniers, abstraction faite du noyau femelle du carpospore. Comparé aux noyaux des autres cellules constituant le jeune procarpe, avant la fécondation, ce dernier frappe par sa grande pauvreté en chromatine. Dans ce noyau d'aspect achromatique la réaction de FEULGEN met en évidence des grains de substance chromatique faiblement colorés et souvent indiquant à peine le contour du noyau.

On sait déjà qu'après la fécondation le noyau du zygote se divise une fois dans le carpogone ; ensuite, un des noyaux diploïdes ainsi formé émigre à l'intérieur de la cellule auxiliaire, qui vient d'être séparée de la cellule-support, et avec laquelle le carpogone se met en communication directe ; les noyaux sporogènes dérivés du noyau du zygote se reconnaissent à l'intérieur de la cellule auxiliaire grâce encore à leur aspect achromatique.

Les cellules de l'axe carpogonial contiennent, dès le début, deux noyaux par cellule. Ces noyaux, comme nous l'avons déjà dit, ne se distinguent de ceux des cellules végétatives banales que par leurs dimensions légèrement plus élevées. Après la migration du noyau de l'œuf à l'intérieur de la cellule auxiliaire, toutes les cellules de l'axe carpogonial entrent rapidement en dégénérescence ; leurs noyaux se ratatinent et se plissent, la substance chromatique devient tout à fait diffuse. Ils apparaissent d'un rose vif tandis que, chose curieuse, le contenu cytoplasmique de toutes les cellules de l'axe carpogonial apparaît coloré en jaune (1). Sur les préparations colorées au moyen de la réaction de FEULGEN, ce comportement très particulier des cellules de l'axe carpogonial, d'ailleurs général pour toutes les espèces de Floridées étudiées, permet de reconnaître facilement ces éléments parmi les autres à l'intérieur d'un cystocarpe jeune, dans la première période de son développement.

Cette première période de développement est caractérisée par une croissance très rapide du cystocarpe et marquée par un mouvement très actif des matériaux nourriciers dans les divers éléments de ce dernier ; toutes les cellules apparaissent avec un contenu extrêmement riche et les noyaux de la cellule-support, de la cellule centrale fertile et des cellules stériles sont le siège d'un accroissement considérable de leur volume ainsi que de leur teneur en chromatine. Les cellules stériles, dont le nombre augmente au moins du double, contiennent, à ce moment, deux noyaux par cellule. Ces noyaux peuvent atteindre jusqu'à $8\ \mu$ de diamètre et leur substance chromatique, très abondante, prend une teinte rouge violacée, teinte caractéristique conférée à la chromatine par la réaction de FEULGEN. Dans les noyaux vieillis, cette teinte peut virer vers le violet. Les cellules stériles, qui sont destinées à procurer les matériaux nourriciers nécessaires au développement du jeune gonimoblaste pendant les toutes premières phases de sa croissance, entrent bientôt en dégénérescence. Dans les phases plus avancées de développement du cystocarpe, avant de disparaître, ces éléments forment un groupe de cellules au contenu cytoplasmique pauvre, aux parois gélifiées, refoulé entre le gonimoblaste et les parois

(1) Une coloration jaune apparaît souvent aussi au niveau des noyaux dégénérés du placenta (Pl. IV, fig. A).

du cystocarpe ; leurs noyaux, à ce moment, montrent une coloration diffuse, parfaitement homogène, d'un rouge pourpre très vif. Leur aspect est donc tout à fait pareil à celui des noyaux des cellules de l'axe carpogonial dégénéré : chromatine diffuse, aucune trace de structure quelconque, diminution de volume.

Les cellules pariétales profondes, lesquelles, comme les cellules stériles, sont des cellules trophiques destinées à fournir des matériaux nourriciers au développement du gonimoblaste, présentent un comportement et une évolution en tout semblables à ceux de ces éléments. Le comportement des noyaux, comme celui du chondriome, révèle entre ces cellules et les éléments essentiels du cystocarpe une unité physiologique très intéressante. En même temps que le contenu cytoplasmique des cellules pariétales profondes devient de plus en plus dense et riche en matériaux nourriciers, leurs noyaux subissent une hypertrophie très marquée et une modification profonde de leur structure. Le volume des noyaux peut atteindre $11\ \mu$ de diamètre ; leur chromatine, très abondante, distribuée sous forme de grains nombreux, devient bientôt diffuse et se présente sous l'aspect de grumeaux et de masses pycnotiques généralement d'un violet foncé. Dans les cellules pariétales profondes, le nombre des noyaux peut d'ailleurs augmenter : nous avons souvent remarqué deux noyaux par cellule.

Nous avons dit que, dans les noyaux somatiques du thalle de *Halopitys*, noyaux dont la chromatine se trouve sous forme de grains de dimensions souvent inégales, nous n'avons jamais observé de réseau chromatique. Au contraire, dans les noyaux des éléments essentiels du jeune cystocarpe, au volume considérablement augmenté, et surtout dans les moments précédant une division, le réseau chromatique devient plus ou moins nettement visible. Il est probable que les dimensions réduites des noyaux végétatifs ordinaires rendent plus malaisée l'observation des détails structuraux.

On sait déjà que le grossyncytium ou placenta du cystocarpe mûr, ou presque mûr, représente un produit de fusion des éléments provenant d'un côté de la plante-mère (cellule auxiliaire, cellules centrales et péricentrales fertiles) et, de l'autre, de ceux appartenant à l'embryon (vieilles cellules gonimoblastiques). Les nombreux noyaux qu'on y trouve et qui sont d'origine si diverse présentent tous des dimensions élevées ($7 \times 10\ \mu$, $8 \times 9\ \mu$) et une structure plus ou moins profondément altérée. Leur chromatine est plus ou moins diffuse et, sur le fond plus ou moins coloré du noyau, on distingue encore parfois de nombreuses et fines granulations. La teinte conférée à ces noyaux par la réaction de FEULGEN passe en général par toute une gamme de nuances allant du mauve au violet foncé. D'autre fois, les noyaux du syncytium, ainsi que ceux des prolongements digitiformes présentent une chromatine en grumeaux, en amas diffus, en même temps qu'un

contour irrégulier, lobé et déchiqueté ; vers la partie centrale du syncytium la réaction de FEULGEN ne met souvent en évidence que des grumeaux et des traînées de substance chromatique éparses dans le cytoplasme.

Dans les cellules des rameaux gonimoblastiques jeunes les noyaux, toujours de dimensions supérieures à celles des noyaux somatiques, montrent une chromatine abondante ; mais leur structure ne donne des signes d'altération qu'au moment où la cellule commence à vieillir.

Les très jeunes carpospores montrent, en général, une structure semblable à celle des noyaux des jeunes cellules gonimoblastiques ; de taille plus élevée encore que chez ces dernières, ils sont riches en chromatine ; mais, au fur et à mesure que la carpospore s'agrandit, son noyau s'appauvrit en substance chromatique. Dans une carpospore mûre, le noyau apparaît sous un aspect tout à fait achromatique ; des filaments extrêmement fins, sinueux, constitués de chapelets de granules de chromatine ténus, forment une sorte de réseau incomplet à la surface du noyau (Pl. IV, fig. A). Ce dernier présente des dimensions considérables ($15 \times 9 \mu$ environ) et un gros nucléole, à l'intérieur duquel nous avons pu distinguer parfois un granule chromatique très net et de taille réduite. Les noyaux diploïdes, dérivés de celui du zygote et destinés aux carpogones, présentent donc, à ce stade final de leur évolution, le même caractère d'achromaticité que le noyau du zygote et le noyau sexuel femelle avant la fécondation.

Plasmodesmes.

Une coupe de l'appareil végétatif d'*Halopitys pinastroides* met en évidence les nombreuses communications intercellulaires reliant les unes aux autres les cellules des divers tissus composant le thalle de cette Algue. A part les plasmodesmes des cellules centrales, lesquelles, comme on l'a déjà vu, peuvent atteindre une largeur tout à fait exceptionnelle, ceux qui établissent une communication entre les cellules végétatives banales ont une taille très réduite ; ainsi, le diamètre des plasmodesmes existant entre les cellules de la couche corticale ne dépasse que de très peu 1μ . Si on considère ensuite les plasmodesmes reliant entre eux les éléments constitutifs d'un procarpe très jeune, c'est-à-dire avant la formation du zygote, on constate que ces plasmodesmes, de taille aussi réduite, sont en tout semblables à ceux qui relient les cellules végétatives ordinaires. Dans les uns comme dans les autres, la structure demeure nettement visible, malgré leur exiguïté : deux disques sidérophiles minuscules, mais bien distincts viennent s'affronter au niveau de l'orifice de chaque plasmodesme.

La fécondation du noyau sexuel femelle du carpogone et la formation

du zygote agit comme un choc déterminant une rapide croissance de l'appareil sporogène et déclenche une série de phénomènes importants d'ordre cyto-physiologique, qui concernent tous les éléments constitutifs de ce dernier et présentent le plus haut intérêt. Parmi ces phénomènes, les modifications qui surviennent au niveau des plasmodemes sont particulièrement curieux et contribuent à mettre en pleine lumière la signification de ces dispositifs.

Pendant les toutes premières phases du développement du jeune cystocarpe, après l'émigration du noyau diploïde à l'intérieur de la cellule auxiliaire, on constate déjà un élargissement considérable de l'orifice de tous les plasmodemes reliant les éléments essentiels qui composent cet appareil. Cet élargissement est particulièrement important au niveau du plasmodeme reliant la cellule auxiliaire à la cellule-support (= cellule péricentrale fertile). Finalement, une communication directe, libre, s'établit entre les protoplastes de toutes ces diverses cellules, avec disparition plus ou moins complète des membranes synaptiques sidérophiles; une fusion complète du cytoplasme des éléments les plus anciens du cystocarpe suit de près; peu à peu, on arrive à la formation du gros syncytium ou placenta du cystocarpe dans les derniers stades de son développement.

Dans les phases marquées par l'apparition de la première ébauche du gonimoblaste, les cellules pariétales profondes se trouvent transformées en véritables éléments trophiques, accumulant des matériaux nourriciers nécessaires au développement ultérieur de ce dernier. Cette transformation est accompagnée, en même temps que d'un changement des caractères cytologiques, d'un élargissement considérable des plasmodemes qui relient les cellules pariétales profondes les unes aux autres.

Il est de toute évidence que l'élargissement des plasmodemes, reliant les éléments de l'appareil sporogène encore tout jeune, coïncide avec l'afflux puissant des matériaux nourriciers vers ce même appareil, afflux qui s'établit une fois la fécondation opérée. Entre l'afflux des matériaux nourriciers et le mouvement de ces matériaux à l'intérieur du cystocarpe d'une part, et l'élargissement des plasmodemes d'autre part, il existe, sans aucun doute possible, une relation de cause à effet; l'élargissement des ouvertures des plasmodemes et la disparition des membranes synaptiques ne se manifestent d'ailleurs ni de la même manière, ni avec la même intensité au niveau des divers éléments du même cystocarpe. Comme nous l'avons déjà fait remarquer, une large communication s'établit tout d'abord entre la cellule auxiliaire et la cellule péricentrale fertile, ensuite entre cette dernière et les cellules stériles qui se trouvent en communication directe avec la péricentrale fertile. L'élargissement des communications inter-cellulaires entre ces éléments intervient d'une manière si brusque qu'on

n'a pour ainsi dire pas le temps de saisir les étapes intermédiaires de ce phénomène. Sur des préparations fixées et colorées, on constate l'existence de communications directes et larges entre le cytoplasme des cellules là où antérieurement il n'existait que des synapses d'une taille réduite ; au niveau des orifices plasmodesmiques élargis, on trouve des débris des deux membranes synaptiques sous forme de granules sidérophiles (Pl. VII. fig. E.). Il est probable que ces dernières subissent une rapide résorption et on n'en voit sur la préparation que des fragments qui résistent encore. Souvent, entre les deux cellules, au niveau de l'orifice plasmodesmique élargi, ne persiste qu'un anneau sidérophile encadrant cet orifice ; dans la figure 19 on l'aperçoit en coupe transversale, apparaissant sous forme de deux points sidérophiles de chaque côté de l'orifice très large mettant en communication directe les deux cellules voisines.

La croissance du jeune cystocارpe aux premières phases de son développement s'accomplit à un rythme accéléré, rythme que suivent aussi, dans leur croissance, les éléments constitutifs de ce même cystocارpe. Ainsi, entre les cellules pariétales profondes, devenues des éléments trophiques et gorgés de matériaux nourriciers, l'élargissement des communications intercellulaires semble se produire d'une manière aussi rapide qu'entre les éléments essentiels du jeune cystocارpe. Les membranes synaptiques semblent suivre, pendant un moment seulement, l'élargissement de l'orifice des plasmodesmes dans lesquels elles se trouvent tendues ; on les trouve ensuite détachées de leurs points d'insertion, noyées dans le cytoplasme fusionné de deux cellules voisines. (Pl. V. fig. J.)

De nouvelles cellules profondes de la paroi du cystocارpe viennent remplacer, en se différenciant et en donnant des cellules nourricières, celles, plus anciennes, qui ont subi une véritable lyse et sont consommées par le gonimoblaste en pleine croissance et par la formation des carpospores. Dans les phases plus tardives de développement du cystocارpe, la croissance de ce dernier semble avoir lieu à un rythme plus ralenti. Dans les cellules pariétales profondes, transformées en éléments de réserve, l'élargissement des ouvertures des plasmodesmes se poursuit d'une manière beaucoup plus atténuée ; nous retrouvons, au niveau des plasmodesmes considérablement élargis dont le diamètre peut passer de $1-2\ \mu$ à $8\ \mu$, les deux membranes synaptiques intactes.

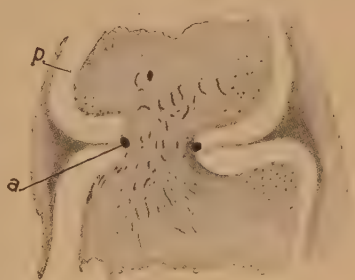


FIG. 19. — *Halopitys pinastroides* : résorption du synapse au niveau d'un plasmodesme élargi reliant deux cellules dans un cystocارpe aux premiers stades de développement. a., anneau sidérophile persistant. p., paroi gélifiée. $\times 1.000$.

normalement développées. Ces membranes semblent, cette fois, avoir suivi l'accroissement de l'ouverture dans laquelle elles se trouvent tendues à la manière d'une membrane obturatrice. Comme, d'autre part, leur épaisseur n'est nullement diminuée par l'extension subie, il y a lieu de supposer qu'ici les membranes synaptiques sont non seulement douées d'une certaine élasticité, mais encore susceptibles d'une sorte de croissance, qui empêche un amincissement excessif de ces différenciations en les maintenant au moins à leur épaisseur primitive.

Pendant l'élargissement des ouvertures des plasmodesmes qui mettent en communication les éléments dont l'ensemble constitue le cystocarpe, les membranes synaptiques peuvent donc se comporter de trois manières différentes :

1° Les membranes synaptiques sont ou bien entièrement et rapidement résorbées et l'ouverture élargie du plasmodesme apparaît pendant quelque temps encerclée d'un cadre annulaire sidérophile, ou bien des fragments des membranes sidérophiles résorbées persistent quelque temps au niveau de l'ouverture.

2° Les membranes synaptiques, ne pouvant pas suivre le brusque élargissement de l'ouverture plasmodesmique dans laquelle elles se trouvent enchâssées, sont détachées de leurs points d'insertion.

3° Les membranes synaptiques suivent l'élargissement de l'ouverture dans laquelle elles se trouvent enchâssées et augmentent de surface au fur et à mesure que le diamètre de cette ouverture s'accroît.

Dans le gros syncytium central du cystocarpe mûr il n'est pas rare de rencontrer des synapses constitués par un couple de petits disques sidérophiles noyés dans le cytoplasme et provenant des vieilles cellules gonimoblastiques qui sont entrées dans la constitution du syncytium. Entre les vieilles cellules gonimoblastiques, d'autre part, il n'est pas rare d'observer des communications directes, avec fusion du contenu cytoplasmique, à travers les plasmodesmes élargis, dans l'ouverture desquels le cadre annulaire sidérophile persiste seul encore.

Les synapses reliant une carpospore à la cellule gonimoblastique, dont elle a été séparée, sont encore assez larges et présentent un diamètre d'environ 3 μ . Il nous reste à ajouter que, dans le cystocarpe, comme partout ailleurs, mais d'une manière plus accentuée, apparaît la dissymétrie si caractéristique de la structure des synapses : une des deux membranes du couple sidérophyle est constamment plus développée que l'autre.

Les colorants spécifiques des lipides sont fixés au niveau des synapses reliant les éléments constitutifs du cystocarpe et donnent des images superposables à celles qu'on observe sur des préparations fixées et

colorées à l'hématoxyline. Les synapses existant entre les carpospores et les cellules gonimoblastiques qui leur ont donné naissance donnent la réaction de FEULGEN-VERNE (Pl. IV, fig. A.).

LE CYSTOCARPE DE LAURENCIA

Les espèces que nous avons pu étudier à l'état fructifié sont *Laurencia obtusa* et *Laurencia pinnatifida*. Les caractères cytologiques des éléments constitutifs de l'appareil sporogène de ces deux espèces ne semblent pas présenter de différences appréciables ; nous exposerons donc nos observations comme s'il s'agissait d'une espèce unique, quoique l'évolution des divers éléments ait été suivie à travers les transformations compliquées subies par cet appareil, tantôt sur l'une, tantôt sur l'autre des deux Algues citées.

La structure anatomique et le développement de l'appareil sporogène de *Laurencia* ont fait l'objet de travaux déjà anciens de PHILLIPS (1896) et de FALKENBERG (1901). Un exposé clair et précis, en même temps que plus récent, est celui de KYLIN (1923). Nous estimons inutile de résumer les faits rapportés par les auteurs cités plus haut : les caractères de développement et de structure de l'appareil sporogène des *Laurencia* sont conformes en tout point à ceux retracés dans le schéma général donné par nous, pour le groupe entier des Rhodomé-lacées, dans l'introduction de la seconde partie de cet ouvrage.

Un caractère particulier aux *Laurencia* mais d'ordre tout à fait secondaire, est celui de la présence d'un nombre élevé de cellules stériles dans le procarpe. On y trouve, dès le début, un groupe de cellules stériles latérales au nombre de six et un autre groupe de cellules stériles basales au nombre de trois. Ce nombre augmente encore considérablement après la fécondation.

On sait que le point végétatif, chez *Laurencia*, se trouve abrité au fond d'une dépression assez profonde au sommet des ramifications du thalle. Le jeune procarpe se forme au voisinage immédiat de la cellule initiale et se trouve déplacé, au fur et à mesure du développement des tissus sous-jacents, vers le bord extérieur de la dépression apicale du rameau. La fécondation a lieu avant que le procarpe ait atteint le bord de cette dépression. Une fois sorti de l'intérieur de la dépression, le jeune cystocarpe apparaît comme formant une proéminence légère à la surface du rameau, proéminence qui s'accroît de plus en plus, jusqu'à former le cystocarpe mûr, sessile et de forme arrondie.

Les espèces du genre *Laurencia* constituent un matériel extrêmement favorable pour l'étude de la structure et du développement de l'appareil sporogène, ainsi que pour l'étude cytologique des éléments constitutifs de ce dernier. Parmi toutes les Algues étudiées, ces

espèces nous ont donné les meilleurs résultats, particulièrement pour l'étude des noyaux.

Cytoplasme et vacuoles.

Des colorations vitales au bleu de crésyle, au rouge neutre et au bleu de Nil ont été effectuées sur les éléments composant le cystocarpe des *Laurencia*. En combinant une dissection du cystocarpe à la loupe avec une légère pression entre lame et lamelle pour achever la dissociation des tissus, on obtient des préparations permettant l'observation du matériel vivant. Des coupes d'une épaisseur suffisante pour permettre d'obtenir des cellules non lésées, rendent également de très bons services.

Le syncytium central, ainsi que les vieilles cellules gonimoblastiques montrent un cytoplasme d'aspect granuleux et très dense ; les colorants vitaux leur confèrent une teinte pâle et diffuse. Au contraire, dans les jeunes cellules du gonimoblaste, ces colorants mettent toujours en évidence quelques assez grosses vacuoles à l'intérieur desquelles ils déterminent l'apparition de précipités. Avec le bleu de crésyle, ces précipités sont d'un bleu intense, tandis que la vacuole entière se colore métachromatiquement en rose ou en mauve pâle.

De même, dans les carpospores on obtient de belles colorations vitales du système vacuolaire ; les vacuoles sont plus grandes et plus nombreuses dans les carpospores jeunes. Dans les carpospores mûres, la coloration vitale apparaît plus difficilement, sans doute à cause de l'épaisse membrane gélifiée dont elles sont enveloppées.

Noyaux.

L'étude des noyaux a été effectuée au moyen de la réaction nucléale de FEULGEN — méthode dont nous nous sommes servie exclusivement au cours de l'étude de toutes les formes examinées, comme donnant les meilleurs résultats possibles.

La structure des noyaux a été observée et leur évolution a été suivie au cours des diverses phases du développement de l'appareil sporogène. Pour simplifier et faciliter l'exposé des faits observés, nous allons résumer ces diverses phases en quatre étapes principales. Nous étudierons, premièrement, un procarpe tout jeune et nous observerons les changements produits par la fécondation au niveau de ses éléments constitutifs, en accordant une attention spéciale au comportement des noyaux de ces mêmes éléments. Nous prendrons ensuite deux étapes suivantes, plus éloignées dans le temps : un cystocarpe d'âge moyen et un autre parvenu au dernier terme de son développement.

Une étude préalable de la structure des noyaux somatiques banaux nous permettra de mieux nous rendre compte des modifications qui surviennent dans la structure des noyaux des cellules dont l'ensemble constitue le procarpe. Cette structure apparaît d'une manière particulièrement nette dans les noyaux de cellules jeunes, en pleine prolifération, du méristème terminal des rameaux. Leur taille légèrement plus élevée permet l'observation des détails de structure, souvent effacés dans les noyaux des vieilles cellules. La figure I, Pl. I, représente quelques noyaux de cellules corticales prises près du sommet végétatif. La substance chromatique de ces noyaux, colorée en rouge violet intense par le réactif de SCHIFF, apparaît sous forme de nombreux granules d'assez grande taille. Un réseau chromatique très fin et qui apparaît incomplet (en raison peut-être de sa finesse) est souvent bien visible. Dans les cellules des tissus internes, cellules qui ont cessé de croître et de se diviser, les noyaux présentent une forme allongée (Pl. I, J) et apparaissent faiblement colorés dans leur ensemble, à cause de la quantité réduite de chromatine qu'ils contiennent ; celle-ci apparaît sous formes de grains très petits, effacés et disposés sur un réseau chromatique qui apparaît le plus souvent avec une assez grande netteté.

1° Les cellules constituant le jeune procarpe (cellules centrales et péricentrales fertiles, cellules de l'axe carpogonial et cellules stériles) montrent un noyau qui se distingue des noyaux somatiques ordinaires par ses dimensions un peu plus élevées, mais présente une structure identique à celle de ces derniers. Le noyau du carpogone, comme cela a été déjà remarqué pour *Halopitys*, présente une remarquable achromaticité.

2° Dans un jeune procarpe, tout de suite après la fécondation (Pl. III, fig. D) un nouvel élément apparaît — la cellule auxiliaire. On sait que cette cellule est destinée à recevoir le noyau diploïde du carpogone. Les cellules stériles se multiplient et deviennent très nombreuses. Le péricarpe, enfin, constitué au début d'une seule couche de cellules, se développe rapidement par une division active de ces cellules. Considérés dans leur ensemble, les éléments anciens comme les éléments nouveaux du procarpe, à ce premier stade de développement après la fécondation, montrent des noyaux qui augmentent encore de volume ; leurs dimensions apparaissent exceptionnelles, non seulement comparées à celles présentées par les noyaux végétatifs banaux, mais surtout par rapport aux dimensions des cellules auxquelles ces noyaux appartiennent. Tous ces noyaux (exception faite du noyau diploïde émigré à l'intérieur de la cellule auxiliaire, qui présente une structure particulière) montrent une structure réticulaire extrêmement nette ; sur le réseau chromatique, d'une grande finesse

et très régulier, les grains de chromatine sont uniformément distribués. Le nucléole est, en général, peu distinct.

Les noyaux des cellules de l'axe carpogonial sont facilement reconnaissables par leurs dimensions moindres (3, 5 μ de diamètre) que celles des noyaux des cellules environnantes (Pl. III, fig. D) ; (il est vrai que cette différence de dimensions devient nette à un stade un peu plus avancé que celui que nous avons figuré) ; leur teinte surtout, dès le début, est très différente ; tandis que la chromatine des noyaux des autres éléments du procarpe prend, avec le réactif de SCHIFF, la teinte rouge violacé caractéristique, celle des noyaux des cellules de l'axe carpogonial est d'un rose vif très particulier, constant pour toutes les espèces étudiées. Leur chromatine, d'ailleurs, diffuse très tôt, mais la structure réticulaire très nette demeure pendant quelque temps ; cependant, bientôt cette structure se brouille et la chromatine devient entièrement diffuse : ce sont des noyaux de cellules vouées à une dégénérescence rapide.

Les noyaux des cellules stériles (Pl. III, fig. D et C) qui, dès le début, apparaissent très riches en chromatine, perdent aussi rapidement leur structure réticulaire. Leur diamètre, qui n'est au commencement que de 4 μ à 4, 5 μ , s'accroît rapidement et atteint 5-6 μ . Leur chromatine devient encore plus abondante et apparaît sous la forme de très gros et nombreux grains forts inégaux en dimensions et ayant une tendance de plus en plus marquée à devenir complètement diffus ; la nuance conférée à la substance chromatique par la réaction de FEULGEN vire de plus en plus vers le violet foncé. Dans ces noyaux hypertrophiés et riches en chromatine, le nucléole n'est point visible. A ce stade de développement, les noyaux des cellules stériles montrent un très curieux allongement en forme de bec vers les plasmodemes élargis qui font communiquer ces cellules les unes avec les autres. Il n'est même pas rare d'apercevoir le noyau fortement étiré dans le canal du plasmodeme.

Le noyau diploïde, parvenu à l'intérieur de la cellule auxiliaire, atteint des dimensions considérables (Pl. III, fig. D) et présente une structure tout à fait particulière. La substance chromatique forme un délicat réseau dont les filaments sont formés de grains de chromatine très fins, disposés en chapelet. Dans les carpospores, dont les noyaux descendent de ce même noyau diploïde, nous retrouvons une structure semblable et qui ne se retrouve nulle part ailleurs.

Les cellules du péricarpe en active prolifération (Pl. III, fig. D), offrent généralement de belles images de division nucléaire (1).

Dès les premiers stades de développement, après la fécondation, les parois de tous les éléments dont l'ensemble constitue le jeune

(1) Notre matériel a été fixé à des heures où les mitoses sont rares.

cystocarpe sont de plus en plus épaissies et gélifiées, et dans les coupes soumises à la réaction de FEULGEN, apparaissent d'un blanc argenté.

3° Dans les phases moyennes de son développement, le cystocarpe se trouve hors de la dépression apicale du rameau qui le supporte et est enfoncé dans le tissu parenchymateux de ce rameau (fig. 20).

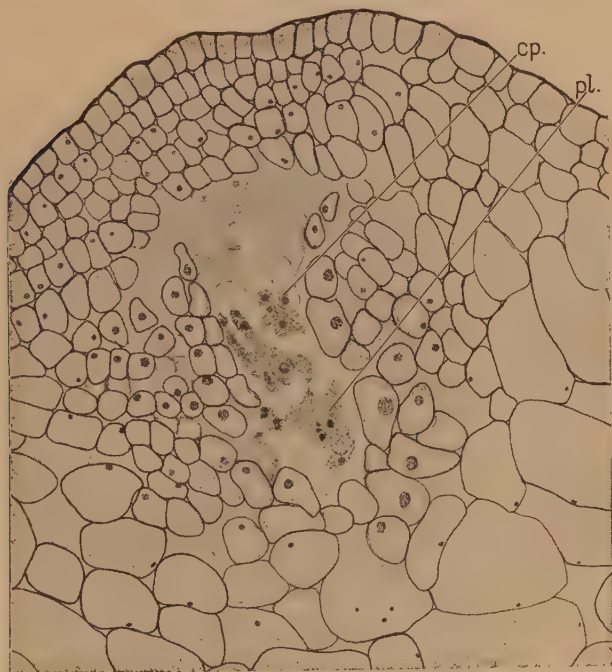


FIG. 20. — *Laurencia obtusa*: coupe dans un cystocarpe d'âge moyen. pl., placenta. cp., carpospore. $\times 250$.

A la base de la cavité occupée par les éléments du cystocarpe, on trouve déjà le gros syncytium (Fusionzelle de KYLIN) formé par la fusion de plusieurs éléments existants dans le cystocarpe tout jeune. Comme chez *Halopitys*, la formation du syncytium commence par la fusion très précoce des cellules péricentrales fertiles avec la cellule auxiliaire; à ces cellules viennent se joindre ensuite, par un élargissement plus accentué de leurs plasmodemes, le contenu protoplasmique de la cellule centrale fertile, de quelques cellules stériles (au moins de celles qui se trouvent en communication directe avec la péricentrale fertile) et, enfin, les cellules gonimoblastiques les plus anciennes. Les noyaux de tous ces éléments fusionnés passent par des degrés de dégénérescence progressive. Celle-ci se traduit d'abord par une altération, ensuite par une disparition de leur structure et

par un virage de leur teinte soit vers un rose vif, soit vers des nuances d'un violet foncé. Dans le syncytium encore jeune, ainsi que dans les vieilles cellules stériles, formant un groupe refoulé vers la paroi, on observe des noyaux à chromatine complètement diffuse qui prennent une coloration uniforme d'un rose vif très caractéristique.

Les cellules pariétales profondes, tapissant la cavité du cystocarpe, subissent les transformations déjà décrites précédemment pour *Halopitys pinastroides*; cependant, chez *Laurencia*, ces transformations semblent atteindre un nombre incomparablement plus grand de ces cellules. Nous avons vu déjà en quoi consistent ces transformations : le volume de la cellule augmente, son contenu devient extrêmement dense, son noyau s'hypertrophie d'une manière extraordinaire et présente une évolution curieuse, qu'on pourrait peut-être qualifier tout simplement de dégénérescence; à l'augmentation du volume correspond, tout d'abord, une richesse croissante de substance chromatique; mais les grains de cette substance deviennent rapidement diffus; finalement le noyau n'est qu'un amas de substance chromatique diffuse, de teinte violette plus ou moins foncée. Les cellules pariétales profondes, les plus proches de la base du cystocarpe, présentent souvent deux noyaux par cellule. Les parois de ces cellules subissent une gélification intense. Au fur et à mesure du développement des rameaux gonimoblastiques, les cellules pariétales profondes sont comme « fondues » et leur substance est utilisée au développement du gonimoblaste. La couche suivante, de cellules de la paroi, sous-jacente à la première, subit les mêmes transformations et ainsi de suite; leur gélification contribue à accroître ainsi la cavité du cystocarpe qui, par suite de cette gélification, apparaît rempli d'un abondant mucilage de nature pectique coloré en rouge par le réactif de SCHIFF. Au contraire, la masse mucilagineuse, provenant des parois extrêmement épaisses et gélifiées des éléments essentiels du cystocarpe, au milieu de laquelle ces derniers semblent plongés, reste d'un blanc argenté. Seules les lamelles mitoyennes minces délimitant les masses étendues de mucilage appartenant aux cellules diverses, tracent les contours de ces cellules en fines lignes d'un rouge pourpre. Le mucilage pectique remplissant la cavité du cystocarpe conserve une structure finement lamelleuse, structure que présentent les parois des cellules pariétales internes en voie de gélification.

4° Les cystocarpes mûrs forment une proéminence hémisphérique à la surface des rameaux qui les portent. Dans la paroi épaisse formée de plusieurs couches de cellules et au sommet du cystocarpe, se forme un orifice qui sert à la mise en liberté des carpospores mûres. A ce dernier stade de développement, le cystocarpe apparaît entièrement rempli de volumineuses carpospores dont la majorité sont tout à fait mûres (fig. 21). Chaque carpospore se trouve entourée d'une

épaisse membrane gélifiée d'un blanc brillant tranchant sur le fond rouge du mucilage pectique. Ce dernier continue encore à remplir l'espace étroit existant entre la masse de carpospores et les parois du cystocarpe, ainsi que l'étroit passage de l'ouverture apicale. A la base de la masse de carpospores, le gros syncytium semble présenter un contenu

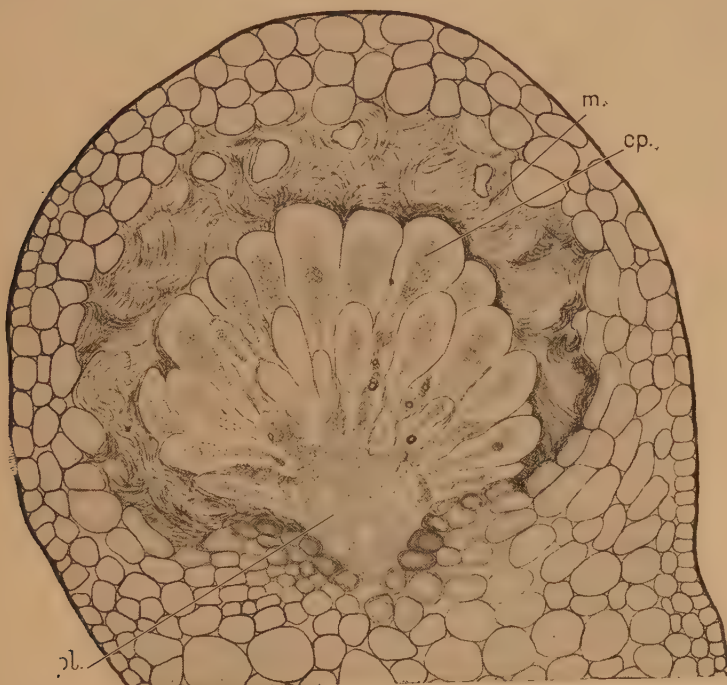


FIG. 21. — *Laurencia obtusa*: coupe d'un cystocarpe mûr. cp., carpospore. pl., placenta. m., mucilage remplissant la cavité du cystocarpe. $\times 100$.

cytoplasmique épuisé; il s'enfonce à la manière d'un pivot parmi les cellules du tissu subjacent du cystocarpe. Ces cellules semblent avoir aussi un contenu cytoplasmique appauvri; leurs noyaux plus gros que ceux des tissus environnants ont l'aspect si caractéristique pour les noyaux des cellules trophiques que nous avons eu déjà plusieurs fois l'occasion d'étudier. Le syncytium enfoncé parmi ces cellules semble bien occuper là un espace formé aux dépens d'un nombre de ces cellules ayant subi une véritable lyse. De ce syncytium partent dans toutes les directions et vers les parties supérieures du cystocarpe des rameaux formés de vieilles cellules gonimoblastiques complètement fusionnées (Pl. II, fig. A). Ces cellules, ainsi que le syncytium, nous montrent de nombreux noyaux en voie de dégénérescence. Ce sont des noyaux sans contour précis, très irréguliers, formés de grumeaux et de

gros grains diffus de chromatine de nuance violacée. Les noyaux des vieilles cellules gonimoblastiques figurées (Pl. II, fig. A.) présentent une chromatine tout à fait diffuse ; il semble bien y avoir une fragmentation des noyaux dégénérés dont la substance chromatique passe ainsi dans le cytoplasme environnant, où l'on aperçoit de nombreux petits grumeaux épars. Les noyaux en voie de fragmentation présentent des images fort curieuses : la masse principale du noyau apparaît comme encerclée d'un collier de substance chromatique de laquelle se détachent des fragments de cette même substance.

Sur le pourtour de l'ensemble formé par les carpospores mûres et à leur base, on aperçoit encore quelques rameaux gonimoblastiques jeunes, au contenu cytoplasmique dense avec des carpospores à toutes les phases de développement. La présence de ces jeunes cellules produisant des carpospores qu'on trouve à diverses phases de développement, à côté des éléments mûrs ou dégénérés, permet des comparaisons intéressantes entre les noyaux de ces éléments et met en évidence l'évolution de ces derniers. Ainsi on peut étudier les noyaux des cellules gonimoblastiques jeunes, noyaux présentant des dimensions élevées, riches en substance chromatique qui s'y trouve sous la forme de nombreux et gros granules colorés en rouge violacé caractéristique ; le réseau est, en général, peu discernable, de même que le nucléole est peu visible. Ces noyaux sont identiques à ceux qu'on observe dans les cellules du gonimoblaste très jeune pendant les phases moyennes de développement du cystocarpe. Les figures B¹ à B⁴ de la planche II nous montrent l'évolution du noyau carposporique. Dans les carpospores très jeunes (B¹ et B²) les noyaux sont tout à fait semblables à ceux des jeunes cellules gonimoblastiques, qui leur donnent naissance ; en B³ (dessiné à un grossissement plus fort) cette structure se modifie pour donner en B⁴ le noyau caractéristique des carpospores : la chromatine y apparaît sous forme de minuscules granules assemblés en chapelets, lesquels forment dans le noyau une sorte de réseau irrégulier. Dans l'ensemble, le noyau d'une carpospore mûre apparaît comme étant pauvre en chromatine ; son contour, à peine perceptible, est dessiné par les très fins granules de chromatine ; l'aspect de ce noyau redevient donc « achromatique » comme l'était le noyau sexuel femelle et à un moindre degré le noyau diploïde vu à l'intérieur de la cellule auxiliaire ; celui-ci, d'ailleurs, on se le rappelle, présente une structure semblable aux noyaux des carpospores. La lignée des noyaux diploïdes présente donc, au terme de leur évolution, les mêmes caractères qu'ils présentaient au début de cette dernière, après avoir passé par des phases caractérisées par une grande richesse en chromatine.

Plasmodesmes.

Dans le cystocarpe de *Laurencia* on observe, selon la règle générale, un élargissement de tous les plasmodesmes établissant une communication entre les éléments constitutifs de ce dernier, dès que la fécondation et la formation du noyau diploïde ont eu lieu.

Dans le cystocarpe mûr, outre le syncytium central provenant de la fusion de plusieurs de ces éléments, il se produit également des fusions entre des séries entières de vieilles cellules formant les rameaux gonimoblastiques (Pl. II, fig. A).

Le cystocarpe de *Delesseria sanguinea* (L.) Lamour.

Disposition anatomique.

Pour cette espèce nous n'avons pu disposer que de cystocarpes mûrs. La structure et le développement du cystocarpe de *Delesseria sanguinea* ont été étudiés d'une manière détaillée par PHILLIPS (1898), SVEDELIUS (1914) et KYLIN (1923). Au centre et vers la base de l'appareil sporogène on observe le gros syncytium provenant, comme d'habitude, de la fusion des cellules centrales et péricentrales fertiles, de la cellule auxiliaire et d'un certain nombre de vieilles cellules gonimoblastiques. L'intérieur du cystocarpe mûr apparaît rempli d'une masse de carpospores, masse traversée de files ramifiées de cellules gonimoblastiques demeurées stériles. Ces dernières cellules, qui ont de grandes dimensions, sont disposées bout à bout et, dans une même file, diminuent vers l'extrémité distale de la file, de sorte que cette extrémité est formée par des cellules étroites et allongées. Les files de cellules gonimoblastiques stériles représentent de véritables cellules conductrices, chargées de transporter les matières nourricières à partir du placenta central jusque dans la profondeur du tissu gonimoblastique, dont la grande majorité des cellules se muent en carpospores. Ce rôle conducteur imprime à ces éléments des caractères structuraux pareils à ceux que nous avons déjà pu observer chez les cellules axiales des Floridées : premièrement, un élargissement remarquable des plasmodesmes, reliant les cellules d'une même file les unes aux autres ; ensuite la répartition si caractéristique du cytoplasme de ces cellules en une couche périphérique et un tractus axial de cytoplasme dense tendu entre les deux plasmodesmes d'une même cellule et, enfin, une polarisation du contenu cytoplasmique (fig. 22).

Cytoplasme et vacuoles.

Le cytoplasme des éléments constitutifs du cystocarpe présente un aspect particulier, dense, aussi bien sur les préparations fixées et colorées, que sur le matériel vivant. La coloration vitale détermine

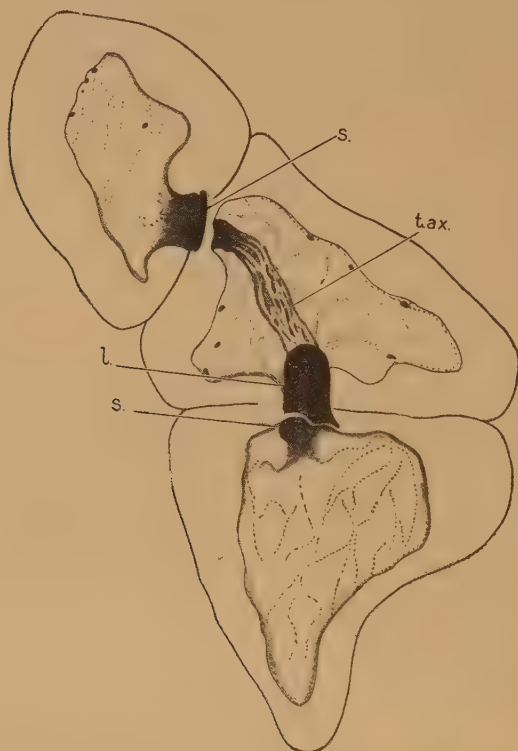


FIG. 22. — *Delesseria sanguinea*: cellules stériles du gonimoblaste. s., synapse. t. ax., tractus cytoplasmique axial. l., accumulation des lipides parasynaptiques.

la formation de précipités à la périphérie des carpospores. Dans les cellules stériles du gonimoblaste cette coloration met en évidence l'existence de plusieurs vacuoles ; de nombreux précipités s'y forment et les vacuoles montrent une coloration diffuse, souvent métachromatique.

Chondriome et plastes.

Sur des préparations fixées et colorées, les cellules du gonimoblaste, riches en matières nourricières, ne possèdent que de rares plastes très réduits. Le chondriome de ces cellules se présente sous la forme

de fins granules ou, plus rarement, de bâtonnets très courts. Dans les jeunes carpospores les plastes réduits se trouvent confondus avec les nombreux chondriosomes. En observant des carpospores à divers stades de leur développement on trouve facilement toutes les phases successives de différenciation des plastes aux dépens d'une partie de ces chondriosomes. Enfin, dans les carpospores ayant atteint leur maturité et qui apparaissent bourrées de grains d'amidon, on observe de nombreux plastes (rhodoplastes) à côté desquels persistent, sous la forme de grains très fins, les chondriosomes de la lignée « inactive ». La grande masse des rhodoplastes se trouve accumulée autour du noyau et à la surface de la carpospore.

Noyaux.

Les noyaux des éléments constitutifs du cystocarpe de *Delesseria sanguinea* ont été étudiés au moyen de la réaction nucléale de FEULGEN. Selon une règle qui paraît générale pour l'appareil sporogène des Floridées, ces noyaux se présentent avec des dimensions beaucoup plus élevées que celles des noyaux végétatifs banaux. Ces derniers ne dépassent généralement que de peu 3 μ ; la substance chromatique y forme de nombreux grains et un nucléole gros et distinct est facilement observable. D'après SVEDELIUS, les noyaux de *Delesseria sanguinea* présentent un réseau que nous n'avons pas pu cependant déceler (1).

Dans les cellules stériles du gonimoblaste, les noyaux atteignent 5-8 μ de diamètre; si les cellules sont encore jeunes, la chromatine de ces noyaux s'y trouve distribuée sous la forme de nombreux et gros grains au contour précis; si, au contraire, nous avons affaire à des éléments vieillissants, les granules de substance chromatique s'estompent, le noyau tout entier présente une coloration due à la substance chromatique qui diffuse de plus en plus. On trouve des noyaux ayant souffert une altération toute différente et extrêmement curieuse dans les cellules les plus profondes du gonimoblaste; ce sont des noyaux qui semblent avoir expulsé leur substance chromatique: tandis que le noyau tout entier apparaît coloré par le colorant de fond (vert lumière) sans trace de substance chromatique, cette dernière se trouve accumulée à sa surface sous des formes très diverses; le plus souvent ce sont de gros tronçons allongés de chromatine, parfois plus ou moins entortillés et à l'aspect vacuolisé. Des fragments de cette même sub-

(1) Dans les noyaux très petits des Floridées le réseau chromatique est en général difficilement observable. Là où ce réseau existe il devient visible pendant les premiers stades de développement du procarpe, lorsque le noyau se présente avec un volume plus grand. Chez *D. sanguinea*, nous n'avons pu voir que des cystocarpes mûrs, où les noyaux apparaissent avec une structure altérée.

stance chromatique sont également épars dans le cytoplasme environnant (Pl. II, fig. D).

Les carpospores montrent des noyaux d'environ 7-8 μ de diamètre. La chromatine y est assez abondante et forme des granules de dimensions variables, de bâtonnets assez épais et allongés (Pl. IV, fig. E) Ces éléments chromatiques apparaissent souvent reliés par des trabécules plus ou moins fins ou grossiers, constituant une sorte de réseau aux grosses mailles. L'ensemble donne l'impression d'un noyau au début de la prophase. Le nucléole, bien distinct et de grandes dimensions, montre très souvent à son intérieur une cavité se colorant en rose assez pâle par le réactif de SCHIFF.

Les noyaux carposporiques de *Delesseria sanguinea* diffèrent donc beaucoup des noyaux des carpospores des autres Floridées étudiées, aussi bien par leur teneur plus grande en chromatine que par leur structure. Chez ces dernières les noyaux carposporiques présentent, comme on l'a déjà observé chez *Halopitys* et *Laurencia*, en même temps qu'une très grande uniformité de structure, des caractères bien particuliers : ils sont extrêmement pauvres en chromatine, laquelle forme toujours de très fins chapelets de granules chromatiques disposés en une sorte de réseau incomplet et superficiel. Rien de semblable dans les noyaux carposporiques de *Delesseria sanguinea*, chez laquelle, comme nous venons de le voir, la substance chromatique est assez abondante et la structure tout à fait différente. Le nucléole, peu distinct dans les autres espèces étudiées, apparaît avec une netteté très grande chez *Delesseria*.

Plasmodesmes.

L'appareil sporogène de *Delesseria sanguinea* est extrêmement favorable à l'étude des plasmodesmes reliant les éléments constitutifs de ce dernier. Comme nous l'avons déjà fait remarquer, les plasmodesmes des cellules gonimoblastiques stériles, véritables éléments de conduction, présentent un énorme élargissement. Dans une même file de cellules gonimoblastiques, les plasmodesmes, très larges entre les cellules plus proches du centre, le sont de moins en moins vers l'extrémité distale de cette file. Les figures G, H, I de la planche V nous montrent les trois plasmodesmes successifs de quelques cellules gonimoblastiques stériles ; le premier atteint environ 60 μ de diamètre. La structure présentée par ces dispositifs est tout à fait semblable, on pourrait même dire identique, à celle observée et décrite pour la première fois par MANGENOT pour les plasmodesmes de l'appareil sporogène de quelques Floridées (1924). Ce qui frappe, tout d'abord, c'est une dyssymétrie très prononcée dans la structure de ces plasmodesmes : à une membrane synaptique très amincie d'un côté, corres-

pond une autre plus forte de l'autre côté ; comme d'habitude, on trouve du côté de la membrane lipidique épaissie une grosse accumulation de lipides cytoplasmiques (Pl. V, fig. G). L'orientation de ces accumulations, véritables « bouchons » lipidiques, est toujours la même dans une même série de cellules superposées : ils se trouvent toujours du côté de la cellule qui reçoit, qui « pompe » le flux nourricier. Il est hors de doute que cette asymétrie dans la structure des plasmodesmes traduit, comme l'a déjà affirmé MANGENOT, l'existence d'un courant d'un sens déterminé ; la présence des accumulations lipidiques n'est qu'un détail particulier du phénomène de la polarisation si caractéristique des cellules conductrices.

Si on considère avec attention les figures G et H de la planche V, on observe qu'en G la membrane mince du couple synaptique est détachée d'un côté de son point d'insertion et flotte librement dans le cytoplasme. En H, les deux membranes synaptiques sont en train de se résorber vers l'une de leurs extrémités. Il semble que le gonflement et une sorte de gélification de la membrane interne des cellules gonimoblastiques déterminent un détachement complet des membranes synaptiques ; on trouve finalement le couple des membranes synaptiques noyé dans le cytoplasme, tandis que les protoplastes des deux cellules gonimoblastiques se fusionnent. La coloration vitale au moyen du bleu de crésyle montre, après un temps plus ou moins prolongé, une coloration métachromatique au niveau des synapses.

On observe, en outre, au niveau de l'accumulation formée par les lipides cytoplasmiques, une structure stratifiée très caractéristique, structure qui peut être interprétée comme déterminée par la nature chimique de ces lipides qui, au moins en partie, semblent appartenir au groupe des lécithines. En effet, la méthode de SMITH-DIETRICH colore les lipides synaptiques en bleu foncé presque noir, coloration démontrant la présence de ces substances (1). Dans le cas d'une fusion complète entre les protoplastes, un anneau sidérophile, colorable aussi par le noir Soudan et la méthode de SMITH-DIETRICH, encercle l'ouverture du plasmodesme élargi. Sur le vivant, ce cadre annulaire apparaît sous la forme d'une formation d'aspect réfringent et donne l'impression de jouer le rôle d'un cadre rigide, servant à maintenir ouvert l'orifice du plasmodesme ; cette impression est très nette si on observe les grosses cellules du gonimoblaste, cellules dont la séparation et l'isolement sont obtenus par un simple écrasement entre lame et lamelle. Les cellules ayant l'aspect de grosses outres gonflées, contenant de nombreux noyaux, de forme souvent très irrégulière, présentent de nom-

(1) Lison, p. 204.

breux plasmodesmes qui se montrent à l'observateur tantôt de face, tantôt de profil ; nullement déformés par la pression la plus forte (entre deux porte-objets) les cadres annulaires semblent bien empêcher l'affaissement de l'ouverture plasmodesmique.

Le cystocarpe de *Ceramium rubrum* (Huds.) Ag.

Disposition anatomique.

L'étude de l'appareil sporogène chez *Ceramium rubrum* présente de très grands avantages à plusieurs points de vue. Sa structure est d'une grande simplicité, ce qui rend très facile l'orientation parmi les éléments qui le composent et rend aisée l'identification de ces mêmes éléments. La simplicité de structure est due, d'une part, au nombre relativement réduit des cellules, dont l'ensemble compose l'appareil sporogène, et, d'autre part, aux dimensions élevées de celles-ci. Les phénomènes cytologiques caractéristiques accompagnant l'évolution des éléments du cystocarpe sont portés au plus haut degré d'intensité, la plante en question appartenant à un groupe supérieur du point de vue systématique. Les travaux relatifs à l'anatomie et au développement du cystocarpe sont ceux de JANCZEWSKI (1876), PHILLIPS (1897), KYLIN (1923) et MIRANDA (1929).

Il faut rechercher les procarpes jeunes tout près du sommet des rameaux du thalle : la première péricentrale, séparée par la cellule initiale et située sur le côté extérieur du rameau terminal recourbé, forme la cellule-support. Le développement ultérieur du procarpe chez *Ceramium rubrum* se poursuit, d'après KYLIN, de la manière suivante : la cellule-support sépare, tout d'abord, vers l'extérieur, une cellule qui forme un poil unicellulaire et, après seulement, développe sur l'un des côtés l'axe carpogonial formé de quatre cellules. Après la fécondation, la cellule-support sépare une cellule auxiliaire du côté opposé à l'axe carpogonial. La cellule auxiliaire, à son tour, sépare la première cellule du gonimoblaste ; sur cette dernière, enfin, se développent plusieurs petites touffes de rameaux qui, ensemble, constituent un gros gonimoblaste dépourvu d'enveloppe. Le gonimoblaste est constitué le plus souvent par un seul gonimolobe, mais à la base de ce dernier on observe généralement deux ou trois gonimolobes plus petits ; ils sont produits, selon KYLIN, directement par la cellule auxiliaire. A peu près toutes les cellules des gonimolobes forment des carpospores. La cellule-support, la cellule auxiliaire et la première cellule du gonimoblaste forment ensemble une file de cellules directement greffées sur la cellule centrale fertile (fig. 23). Cette dernière cellule reste beaucoup plus petite que les cellules centrales voisines

et par cela même est très facile à repérer dans la chaîne formée par les cellules centrales du thalle. La cellule-support fusionne de très bonne heure avec la cellule centrale ; plus tard une fusion se produit entre la cellule-support et la cellule auxiliaire, d'un côté, entre cette dernière et la première cellule du gonimoblaste, de l'autre. Un gros syncytium ou placenta prend ainsi naissance à la base du cystocarpe.



FIG. 23. — *Ceramium rubrum*: jeune gonimoblaste au premier stade de développement. az., cellule auxiliaire. tz., cellule-support. zz., cellule centrale (d'après KYLIN). $\times 380$.

MIRANDA (1929) étudie le développement du cystocarpe de *Ceramium flabelligerum*. Au cours de cette étude, très détaillée, l'auteur met en évidence certaines particularités du développement qu'il compare ensuite au développement du cystocarpe chez *Ceramium rubrum*.

D'après MIRANDA, le noyau sporogène (= diploïde), une fois à l'intérieur de la cellule auxiliaire, augmente de taille et occupe le centre de la cellule, tandis que le noyau de la cellule auxiliaire se retire du côté opposé au point de la pénétration du noyau sporogène et entre en dégénérescence. Le noyau sporogène, qui se trouve déjà au centre de la cellule auxiliaire, ayant un volume considérable, se divise en deux ; un de ces deux noyaux diminue de taille, tandis que l'autre augmente. Dans une phase ultérieure on voit la cellule auxiliaire divisée en deux : une cellule inférieure de taille réduite — cellule pédiculaire (*Fusszelle*, *cellula p'a* de MIRANDA) — possède trois noyaux dégénérés parmi lesquels l'un, situé dans la partie proche du carpogone, représente le petit noyau sporogène, tandis que les deux autres

dérivent du noyau de la cellule auxiliaire ; la cellule supérieure de grande taille — la cellule-mère du gonimoblaste — contient l'autre noyau sporogène et ne tarde pas à former dans sa partie supérieure une cellule très riche en contenu protoplasmique, représentant la cellule-mère du premier gonimolobe. La cellule-mère du gonimoblaste engendre, successivement, deux, jusqu'à trois cellules qui se déve-

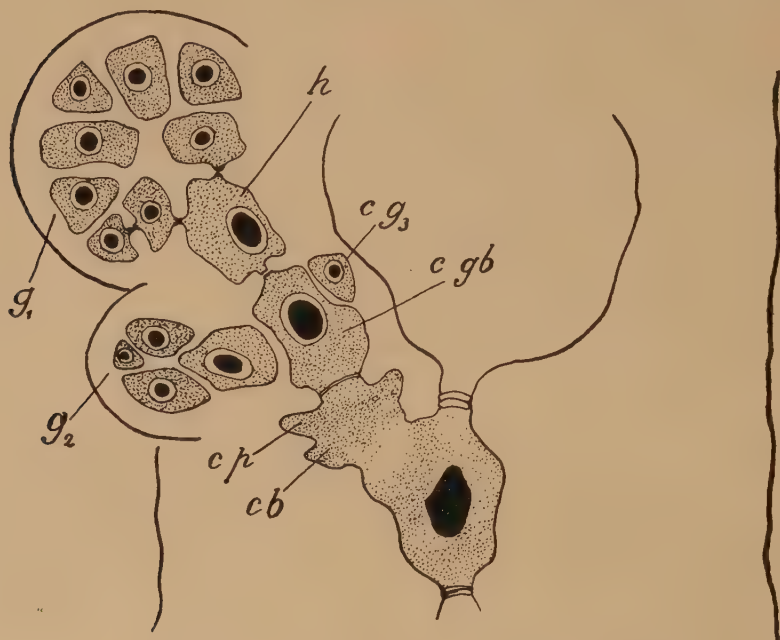


FIG. 24. — *Ceramium flabelligerum*: gonimoblaste dans une phase assez avancée de développement. c. p., cellule pédiculaire ; c. b., cellule-support. h., cellule-mère du premier gonimolobe. c. g. b., cellule-mère du gonimoblaste. a., cellule centrale fertile. g₁, g₂, c. g₃, gonimolobe (d'après MIRANDA). × 700.

loppent en de nouveaux gonimolobes et qu'on trouve généralement à divers stades de développement. Ils sont très peu développés au moment où le premier est déjà complètement développé. L'amas de carpospores se forme aux dépens de la portion apicale élargie de la cellule-mère du gonimolobe, le reste formant un pédoncule qui le soutient. Quand les carpospores arrivent à la maturité ce pédoncule s'allonge, projetant l'amas des carpospores vers l'extérieur. MIRANDA signale donc un comportement de la cellule auxiliaire différent de celui décrit par KYLIN.

Sans avoir suivi le développement du cystocarpe de *Ceramium rubrum* d'une manière plus détaillée que cela n'était nécessaire pour les buts de l'étude cytologique que nous nous sommes proposée nous

avons pourtant constaté que les images obtenues au moyen de coupes cytologiques sériées, ne peuvent être expliquées conformément au schéma de KYLIN. Ces images, à certains stades de développement du cystocarpe de l'espèce étudiée, sont superposables aux dessins donnés par MIRANDA pour le *Ceramium flabelligerum* (fig. 24), et l'ensemble du développement semble se poursuivre conformément à la description donnée par cet auteur. La cellule désignée par *az* dans la figure de KYLIN, c'est-à-dire la cellule auxiliaire de cet auteur, correspond en réalité à la cellule-mère du gonimoblaste qui n'est autre chose que la cellule supérieure provenant de la division de la cellule auxiliaire en deux cellules nouvelles.

Cytoplasme, chondriome et plastes.

Une coupe de l'appareil sporogène mûr de *Ceramium*, qui se présente, vu de l'extérieur, comme un simple amas de carpospores, découvre des rameaux dichotomes de cellules gonimoblastiques stériles. Le point de départ de ces rameaux du gonimoblaste est constitué par le gros syncytium basilaire ou placenta par lequel l'appareil sporogène s'attache à la file de cellules axiales, ou centrales, du thalle. Tous les éléments du cystocarpe à toutes les phases de son développement aussi bien que ceux du procarpe, sont caractérisés par l'aspect dense du contenu cytoplasmique, riche en matériaux nourriciers. En ce qui concerne les plastes et le chondriome de ces mêmes éléments, nous n'avons rien de nouveau à ajouter à ce que nous avons déjà appris au cours des observations effectuées sur les espèces dont l'étude a été précédemment exposée : à une réduction des plastes, qui a lieu au niveau de tous les éléments du jeune procarpe et qui se maintient durant toutes les phases du développement du cystocarpe, succède une reconstitution de ces mêmes plastes au niveau des carpospores. Le chondriome des éléments dont l'ensemble constitue l'appareil sporogène représente donc les chondriosomes proprement dits, mélangés aux plastes réduits, lesquels ont exactement le même aspect que ces chondriosomes ; les uns comme les autres se présentent sous la forme de nombreux granules très fins et de très courts bâtonnets, uniformément distribués dans le cytoplasme.

Noyaux.

La cellule centrale fertile, laquelle constitue le support du petit rameau constituant le procarpe, se signale dès le début par son noyau de dimensions exceptionnelles et hors de toute proportion avec les dimensions de la cellule qui le contient. Ce noyau, au contour très

irrégulier, déchiqueté, présente une substance chromatique diffuse à laquelle le réactif de SCHIFF confère une teinte d'un violet très foncé, bleuâtre, ou même d'un bleu très foncé (Pl. I, fig. F). L'hypertrophie et les caractères de dégénérescence, communs aux cellules centrales de *Ceramium*, ne font que s'accroître ici d'une manière plus frappante encore.

Dans la cellule auxiliaire, ou plus exactement la cellule pédiculaire, qui provient de la division de cette dernière et représente la moitié inférieure de la cellule auxiliaire, on observe les petits noyaux dégénérés, à chromatine complètement diffuse, d'aspect homogène et d'un rose vif : dans le premier (cellule fertile centrale) comme dans le deuxième cas (cellule pédiculaire) les noyaux dégénérés montrent donc des teintes différentes de celles conférées par la réaction de FEULGEN aux noyaux n'ayant subi aucune altération.

Si on considère maintenant les noyaux des grosses cellules stériles du gonimoblaste, occupant la partie interne du cystocarpe et entourées par l'amas de carpospores, on observe des noyaux comme ceux représentés par la figure B de la planche IV. Ce sont, selon la règle générale qui domine ces éléments dans les appareils sporogènes de toutes les Floridées étudiées, des noyaux hypertrophiés, riches en substance chromatique et présentant des structures altérées.

Des noyaux ayant une structure normale sont présentés par les jeunes cellules du gonimoblaste destinées à se transformer en carpospores et dans les carpospores elles-mêmes aux premiers stades de leur développement (Pl. I, fig. G). Ces noyaux ayant un diamètre de $3,5 \times 3,5 \mu$ sont assez riches en chromatine ; les grains de cette dernière, de dimensions plutôt inégales, se trouvent distribués sur un réseau très nettement visible, quoique d'une finesse très grande. La réaction de FEULGEN confère à la substance chromatique de ces noyaux une teinte pourpre légèrement violacé — teinte caractéristique des noyaux non altérés. Un gros nucléole est mis en évidence par la coloration de fond. Au fur et à mesure que la carpospore mûrit, la teneur en chromatine du noyau diminue, de sorte que dans les carpospores mûres il présente une apparence parfaitement achromatique (pl. IV, fig. B).

Plasmodésmes.

Dès que la fécondation est effectuée et la cellule auxiliaire formée, les plasmodésmes, qui font communiquer les divers éléments du procarpe les uns avec les autres, commencent à s'élargir. La cellule-support fusionne de très bonne heure avec la cellule centrale ; une fusion entre la cellule-support et la cellule auxiliaire, d'un côté, entre cette dernière et la première cellule du gonimoblaste, de l'autre, suit

bientôt. Finalement, le gros syncytium ou placenta — élément si caractéristique de l'appareil sporogène des Floridées — prend naissance aux dépens de toutes ces cellules. Entre les cellules profondes du gonimoblaste, cellules qui demeurent stériles et sont traversées par le flux nourricier abondant destiné aux carpospores on trouve, de même, de très larges communications intercellulaires ; les synapses de ces plasmodesmes donnent la réaction positive de FEULGEN-VERNE (Pl. IV, fig. B).

Le cystocarpe de *Lomentaria articulata*

(Huds.) Lyngb.

Disposition anatomique.

Les parois des articles constituant le thalle de cette Algue sont formées de deux ou trois couches de cellules et sont parcourues tout le long de leur surface intérieure par des files unisériées de cellules très étroites, allongées, au contenu dense. Ces cellules qui, du point de vue morphologique, sont des cellules centrales, présentent tous les caractères communs à ces derniers éléments, dont le plus frappant est ici comme partout ailleurs, un très grand élargissement des synapses les reliant les unes aux autres. L'appareil sporogène chez *Lomentaria articulata* se développe en étroite liaison avec ces cellules centrales. Une étude détaillée sur la structure et le développement de cet appareil chez cette Algue est donnée par BLIDING (1928). Avant d'aborder l'étude cytologique de l'appareil sporogène de *Lomentaria* nous donnons un très court résumé du travail de cet auteur.

L'axe carpogonial se forme dans les parties les plus jeunes du thalle. Les cellules formant l'axe carpogonial sont au nombre de trois, très petites et difficiles à distinguer des nombreuses cellules corticales à contenu très riche ; elles sont portées par une cellule-support en communication avec une cellule centrale. A proximité immédiate du carpogone se trouve une cellule auxiliaire ; cette dernière est formée par une cellule-mère, née à son tour de la cellule-support.

Un procarpe de *Lomentaria articulata* est donc constitué par une cellule-support, au contenu riche et aux nombreux noyaux, portant, d'un côté l'axe carpogonial et, de l'autre, une cellule-mère de la cellule auxiliaire. Après la fécondation, toutes les cellules du procarpe augmentent beaucoup de volume. Les cellules carpogoniales, qui s'accroissent et persistent pendant tout le temps du développement du cystocarpe, fusionnent, formant un syncytium qui se met en communication directe avec la cellule auxiliaire. Dès que le noyau diploïde sporogène parvient

dans la partie supérieure de la cellule auxiliaire une première cellule du gonimoblaste est séparée par cette dernière. La première cellule du gonimoblaste donne à son tour des cellules, qui sont le point de départ des gonimolobes ramifiés ; presque toutes les cellules de ces derniers se transforment en carpospores ; seules, les cellules les plus profondes demeurent stériles. Comme les carpospores ne sont pas entassées, elles présentent une forme arrondie.

La formation d'un syncytium ou placenta central aux dépens de la cellule auxiliaire, de la cellule-mère de cette dernière et de la première cellule du gonimoblaste, comme on l'observe chez les Floridées précédemment étudiées, ne semble pas avoir lieu, d'après BLIDING, chez *Lomentaria articulata*. Le cystocarpe possède une paroi épaisse qui se développe par la prolifération des cellules corticales entourant le jeune procarpe ; un pore, servant à la mise en liberté des carpospores, se forme au sommet du cystocarpe.

Noyaux.

Les noyaux végétatifs chez *Lomentaria articulata* dépassent de très peu un μ . Les cellules sont polynucléées. Les détails de structure de ces noyaux sont difficilement discernables à cause de leurs dimensions réduites. Cependant, on observe, comme dans les noyaux des autres Algues rouges, la substance chromatique formant des grains bien distincts ; dans certains noyaux des éléments trophiques jeunes du cystocarpe, noyaux légèrement hypertrophiés et n'ayant encore subi aucune altération, un réseau chromatique très fin devient nettement visible.

Comme BLIDING le fait observer, chez *Lomentaria* les éléments du procarpe persistent pendant tout le temps du développement du cystocarpe. Ces cellules augmentent beaucoup de volume et certaines d'entre elles se mettent en communication avec les cellules nourricières environnantes par de nombreux plasmodemes d'origine secondaire. Leurs nombreux noyaux, ainsi que ceux des cellules corticales voisines formant un abondant tissu nourricier, peuvent atteindre 2,5 à 3 μ ; ceux de la grosse cellule-mère de la cellule auxiliaire mesurent même $5 \times 3,5 \mu$. Les altérations de structure et la dégénérescence inhérentes aux noyaux des cellules trophiques du cystocarpe ont lieu chez *Lomentaria* à des phases relativement beaucoup plus tardives que chez les espèces précédemment étudiées, où ces transformations se poursuivent aux toutes premières phases de développement et à un rythme précipité ; en ce qui concerne les processus de ces altérations et de la dégénérescence, ils sont au contraire identiques dans les deux cas, quoique beaucoup moins frappants chez *Lomentaria*. On observe tout d'abord un accroissement de la substance chromatique,

qui apparaît sous la forme de grains plus gros et plus nombreux, disposés à la périphérie du noyau ; peu à peu, cette substance diffuse et finalement le noyau entier devient uniformément colorable par le réactif de SCHIFF, présentant des teintes différentes de celle normalement conférée par ce réactif à la chromatine, notamment celles d'un rouge très vif et violet foncé.

Dans les cellules du tissu nourricier, cellules hypertrophiées et au cytoplasme dense, nous avons eu l'occasion d'observer des noyaux très curieux, semblables à ceux déjà signalés chez *Delesseria* pour quelques cellules profondes du gonimoblaste : toute la substance chromatique de ces noyaux apparaît comme expulsée vers un pôle du noyau et s'y trouve comme accolée à sa surface (Pl. IV, fig. D).

Les vieilles cellules de la partie stérile du gonimoblaste montrent aussi des noyaux caractéristiques pour des cellules à rôle trophique ; ces noyaux, nombreux dans chaque cellule, présentent des dimensions plus ou moins élevées, ils sont riches en chromatine qui est plus ou moins diffuse, selon l'âge de la cellule considérée. Souvent aussi on y voit la substance chromatique paraître sous forme d'un réseau épais, d'un violet foncé, ce qui semble démontrer la structure réticulaire à l'origine, des noyaux de *Lomentaria*.

La cellule auxiliaire montre des noyaux de très grande taille ($6,5 \times 5 \mu$), noyaux achromatiques appartenant à la lignée des noyaux diploïdes sporogènes, à côté desquels on aperçoit les noyaux ratatinés et dégénérés appartenant à la cellule auxiliaire elle-même.

Enfin les noyaux des carpospores sont ici comme ailleurs des noyaux très gros, mais très pauvres en chromatine. L'aspect « achromatique » frappe déjà dans les carpospores toutes jeunes, et cet aspect ne fait que s'accroître dans les carpospores mûres, dans lesquelles la substance chromatique devient presque imperceptible (c s p, Pl. IV, fig. C).

Il nous reste à ajouter que, dans les cystocarpes très mûrs, nous avons pu observer entre les cellules du tissu nourricier, tapissant le fond de la cavité du cystocarpe, un syncytium. Ce syncytium extrêmement réduit comme dimensions, si on le compare aux dimensions du cystocarpe qui le contient, est très loin d'avoir l'importance de celui observé chez les Algues étudiées jusqu'ici (Ceramiales) où il occupe une grande place à la base des carpospores et constitue un véritable placenta. Les noyaux de ce syncytium réduit ne sont que des amas de chromatine diffuse, d'un rouge-carmin ; en outre, le réactif de SCHIFF décèle les traces de substance chromatique dispersée dans le cytoplasme.

Plasmodesmes.

Les matériaux nourriciers nécessaires au développement du jeune gonimoblaste d'abord et aux carpospores ensuite sont puisés par ces

derniers dans les volumineuses cellules polynucléées du tissu trophique résultant de la transformation des éléments constituant le jeune procarpe. Les diamètres des plasmodesmes reliant ces éléments les uns aux autres augmente considérablement. BLIDING, dans son ouvrage sur l'anatomie du cystocarpe de *Lomentaria articulata*, reconnaît la véritable signification de cette transformation : « Zur Erleichterung des Nahrungstransports vergrößert sich erheblich die Tüpfelverbindung zwischen der ersten Gonimoblastzelle und der Auxiliarzelle wie auch zwischen dieser und der Auxiliarmutterzelle... »

Une formation de nombreux synapses d'origine secondaire a lieu entre la cellule-support, devenue volumineuse, et les cellules du tissu nourricier environnant. Des communications intercellulaires de même origine s'établissent aussi entre les cellules pariétales du péricarpe épais aux cellules assimilatrices. Le but de tous ces dispositifs est on ne peut plus évident : faciliter dans la plus large mesure la circulation des matériaux nourriciers d'une cellule à l'autre. L'apport de ces dernières substances par les cellules centrales de la plante-mère ne peut être que tout à fait insuffisant et défectueux étant donné la disproportion énorme qui existe chez *Lomentaria* du point de vue dimensions entre les cellules centrales et les éléments essentiels constituant l'appareil sporogène. Des dispositifs locaux, assurant un flux nourricier suffisant au développement des carpospores, ont été ainsi réalisés par le développement d'un péricarpe épais à cellules assimilatrices, et par la formation de nombreux plasmodesmes assurant une circulation rapide des matériaux élaborés d'une cellule à l'autre.

Le cystocarpe de *Gracilaria*.

Disposition anatomique.

On trouve des renseignements sur la structure et le développement du cystocarpe chez *Gracilaria* dans les travaux déjà anciens de THURET et BORNET (1878) et JOHNSON (1887). Des recherches plus récentes sur ce sujet ont été effectuées par PHILLIPS (1925), SJÖSTEDT (1926) et KYLIN (1930).

Avant d'exposer les résultats de nos recherches cytologiques sur l'appareil sporogène de *Gracilaria*, nous croyons nécessaire de retracer les lignes générales de la structure et du développement de cet appareil.

L'axe carpogonial, formé par deux cellules seulement, est attaché à la cellule-support, laquelle n'est qu'une jeune cellule corticale, parfaitement semblable aux cellules du tissu environnant ; les cellules de l'axe carpogonial se distinguent par un contenu cytoplasmique dense. La fécondation détermine ici, comme partout ailleurs, un

afflux des matériaux nourriciers dont se chargent les cellules végétatives environnant le jeune procarpe. Le carpogone augmente de volume et fusionne avec plusieurs de ces cellules, formant un gros syncytium, ou placenta, de contour irrégulier. Le noyau diploïde se trouve ainsi dans le cytoplasme de ce dernier à côté d'une quantité de noyaux haploïdes provenant des cellules végétatives fusionnées ; ce noyau se divise plusieurs fois, après quoi le syncytium sépare une première cellule du gonimoblaste.

Les cellules corticales, se trouvant à proximité immédiate du procarpe, commencent à proliférer abondamment, formant des files régulières de cellules, cellules qui finissent par former l'épais péricarpe de l'appareil sporogène. Les cellules pariétales profondes sont caractérisées par un contenu abondant, riche en matériaux nourriciers, et constituent, avec les cellules du tissu sous-jacent du cystocarpe, un véritable tissu nourricier.

Le syncytium central produit plusieurs touffes de filaments ramifiés très serrés, dont l'ensemble forme le gonimoblaste. Ce dernier forme une sorte de coussinet cellulaire dans lequel on distingue une partie interne parenchymateuse, formée de grosses cellules plus ou moins allongées ; à la périphérie, des cellules de taille beaucoup plus réduite forment de courts filaments produisant de nombreuses carpospores. Dans un cystocarpe ayant atteint la maturité on retrouve encore le gros syncytium central. Le cystocarpe tout entier forme une proéminence hémisphérique à la surface du thalle ; ses parois épaisses sont pourvues d'une ouverture au sommet, par laquelle les carpospores sont mises en liberté.

KYLIN signale chez *Gracilaria confervoides* des éléments extrêmement curieux provenant d'un allongement de certaines cellules du gonimoblaste stérile, cellules qui vont se mettre en communication avec celles des parois du cystocarpe. Le rôle de ces éléments est de puiser dans les cellules pariétales, dont la plupart sont essentiellement assimilatrices, des substances nourricières nécessaires au développement des carpospores. Nous avons pu constater l'existence d'éléments semblables dans le cystocarpe de *Gracilaria compressa*. Il nous semble que la différenciation de ces éléments aux dépens des cellules gonimoblastiques peut être interprétée comme une conséquence directe de l'absence, chez *Gracilaria*, d'une file axiale de cellules centrales ou de tout élément pouvant constituer des cellules à rôle conducteur, même tout à fait rudimentaires. Le thalle de ces Algues est constitué, en effet, par des cellules presque isodiamétriques, formant un tissu parenchymateux dense.

Chez les Floridées dont le thalle est traversé dans toutes ses ramifications par une chaîne des cellules axiales conductrices, le cystocarpe, comme on a eu déjà l'occasion de le constater, se trouve

toujours attaché directement à la file de ces cellules ; par cela même il se trouve abondamment pourvu en matériaux nourriciers. Chez *Gracilaria*, l'absence de toute voie de translocation des substances nourricières se fait sentir particulièrement dans les points de développement des appareils sporogènes ; d'où la nécessité de suppléer à cette absence par le dispositif indiqué.

Au cours de nos recherches nous avons examiné deux espèces : *G. confervoides* et *G. compressa*.

Les *Gracilaria*, comme on l'a vu, ne présentent pas de procarpe bien individualisé dont les éléments soient bien différents des cellules végétatives basales, et c'est pourquoi il échappe très facilement à l'observation. Nous n'avons pu étudier, pour le moment, que des phases assez avancées de développement du cystocarpe et des cystocarpes tout à fait mûrs.

Cytoplasme et vacuoles.

Le cytoplasme des éléments constitutifs du gonimoblaste n'est pas très dense ; il s'épaissit cependant dans les éléments périphériques de ce dernier, produisant les carpospores. La coloration vitale met en évidence dans ces éléments, ainsi que dans le syncytium central, l'existence de grosses vacuoles. Ces vacuoles, de même que celles des cellules pariétales, présentent souvent une coloration diffuse métachromatique avec le bleu de crésyle ; elles prennent dans ce cas une teinte rose-mauve, tandis que les précipités formés sont toujours d'un bleu foncé. C'est là un phénomène que nous avons constamment observé chez les Algues rouges. Les carpospores montrent aussi à leur intérieur l'existence de plusieurs vacuoles.

Chondriome et plastes.

L'évolution des plastes et des chondriosomes a été étudiée par MANGENOT (1922) chez *Gracilaria confervoides*. Cet auteur observe et figure dans les cellules de la partie stérile du gonimoblaste une grande quantité d'éléments filamenteux, flexueux, pourvus d'une vésicule terminale ou de plusieurs petites vésicules espacées sur leur trajet ; à côté de ces derniers existent d'autres éléments de taille réduite, granuleux ou bacilliformes. Tout à fait à la périphérie, dans les cellules en voie de se transformer en carpospores, se produisent d'importantes transformations : les chondriocontes s'épaississent, se raccourcissent, leurs vésicules s'oblitérent, tandis que les éléments de la deuxième catégorie demeurent sans changement. Cette évolution s'accroît dans les carpospores âgées, où l'on trouve, à la place des chondriocontes, des rhodoplastes épars, disposés autour du noyau,

tandis que le cytoplasme apparaît parsemé d'un grand nombre de bâtonnets sidérophiles.

Ainsi, chez *Gracilaria*, comme chez toutes les Floridées, dont nous avons étudié l'appareil sporogène, les rhodoplastes naissent de l'évolution d'éléments mitochondriaux typiques.

Le gros syncytium central renferme, d'après le même auteur, de petits éléments filamenteux et bacilliformes, ayant l'aspect d'un chondriome ; il suit, en outre, le processus d'amincissement des rhodoplastes dans les cellules de l'épais péricarpe, depuis les cellules périphériques où ces derniers sont bien éclairés, jusqu'aux cellules profondes. La couche la plus externe de cellules renferme de gros plastes en forme de rubans courts et sinueux ; les cellules profondes renferment une grande quantité de chondriocontes flexueux. Entre la couche superficielle et la couche profonde, on peut suivre toutes les phases de décoloration et de réduction des rhodoplastes.

Nos recherches sur l'évolution des plastes et des chondriosomes dans l'appareil sporogène de *G. confervoides* et *G. compressa* n'ont fait que confirmer celles de MANGENOT ; nous n'avons cependant pas observé de longs chondriocontes à aucun moment de l'évolution des plastes, mais toujours des éléments plus courts. Les plastes réduits des cellules trophiques étaient souvent caractérisés par la présence d'une vésicule incolore à leur intérieur.

Noyau.

Une étude préalable de la structure des noyaux somatiques permettra de mieux nous rendre compte du degré des modifications et des altérations du point de vue structure, subies par ces noyaux au niveau des tissus composant l'appareil sporogène.

Les *Gracilaria* sont des Algues à cellules polynucléées. Chez *Gracilaria compressa* les noyaux somatiques sont plutôt d'une forme irrégulière, souvent anguleuse. Ils montrent des grains de chromatine très distincts, colorés en rouge violacé par le réactif de SCHIFF. Ces grains semblent accumulés surtout autour du nucléole formant une couronne chromatique autour de ce dernier. L'existence d'un réseau chromatique d'une très grande finesse semble indubitable. Les noyaux pris dans les cellules corticales ont en moyenne 3-3,5 μ de diamètre. Les cellules profondes du thalle possèdent plusieurs noyaux qui, la plupart du temps, ont une forme allongée en fuseau. Chez *G. confervoides*, les noyaux somatiques sont beaucoup plus petits que ceux de l'espèce précédente et, en même temps, leur nombre dans chaque cellule est plus élevé. Dans les cellules corticales les noyaux ont en moyenne un diamètre de 1,5 μ . A cause des dimensions réduites

leur structure est difficilement discernable. On distingue cependant nettement deux ou trois granules de chromatine plus gros parmi quelques autres de taille moindre.

La structure et l'évolution des noyaux au niveau des éléments constituant le cystocarpe ont été suivies d'une manière plus détaillée chez *Gracilaria compressa*.

Le gros syncytium, qui occupe le centre et la base du gonimoblaste, nous montre une énorme quantité de noyaux. Ces noyaux, plus ou moins hypertrophiés, atteignent environ $5 \times 3 - 6, 5 \times 2 \mu$ et présentent une forme très caractéristique, allongée et en fuseau. Leur substance chromatique, sous forme de grains et de petits grumeaux, est plus ou moins diffuse ; la teinte est d'un rose vif, assez commune pour les noyaux de certains éléments de l'appareil sporogène en voie d'altération. Cependant, chez *Gracilaria*, nous n'avons jamais pu observer de noyaux à structure complètement effacée, à chromatine tout à fait diffuse, comme cela fut le cas chez les types précédemment étudiés ; la structure granulaire reste toujours reconnaissable (Pl. III, fig. B).

Les cellules formant la partie stérile profonde du coussinet gonimoblastique, laquelle se présente sous la forme d'un tissu parenchymateux dont les cellules rayonnent autour de la cellule syncytiale, présentent des noyaux peu différents des noyaux végétatifs ordinaires, aussi bien en ce qui concerne leur taille que leur structure. La chromatine, sous forme de grains de dimensions très inégales, se trouve distribuée sur un réseau chromatique extrêmement fin, observable dans certains d'entre eux. Rappelons que les cellules gonimoblastiques stériles sont des cellules au contenu cytoplasmique relativement pauvre. Les cellules périphériques du gonimoblaste, formant des filaments réguliers et dont les cellules terminales deviennent des carpospores, présentent en même temps qu'un contenu cytoplasmique plus riche, des noyaux relativement gros ($3,5 \times 3,5 \mu$), surtout si on tient compte des dimensions réduites de ces mêmes cellules. Chacune de ces cellules ne présente qu'un seul noyau. Leur chromatine forme des grains nets et réguliers parmi lesquels quelques-uns se distinguent toujours par une taille plus élevée (Pl. III, fig. A). Certains d'entre ces noyaux nous ont permis de constater l'existence d'une structure réticulaire très fine.

Dans les carpospores, selon la règle générale, les noyaux de grande taille présentent un aspect parfaitement « achromatique » ; leur contour apparaît à peine dessiné par des grains de chromatine extrêmement fins (Pl. III, fig. A). En variant la mise au point on réussit parfois à découvrir quelques grains à leur surface dont un apparaît constamment plus grand que les autres et se trouve au voisinage immédiat du nucléole ; il est aussi bien visible dans les noyaux de toutes les cellules fertiles

du gonimoblaste, mais beaucoup moins dans les noyaux des autres éléments de l'appareil sporogène.

Les cellules trophiques, formant un tissu nourricier qui enveloppe le cystocarpe de toutes parts vers sa partie basilaire, enfoncée dans les tissus du thalle, sont des cellules de taille réduite et présentent des noyaux relativement volumineux. Il est préférable d'étudier ces cellules dans des cystocarpes encore jeunes : dans les cystocarpes ayant complètement atteint leur maturité, le tissu formé par les cellules nourricières est un tissu de cellules au contenu épuisé, aux noyaux tout à fait altérés. Les noyaux de ces cellules, dans des cystocarpes encore jeunes, sont parfaitement semblables aux noyaux du syncytium central : même forme allongée et en fuseau, même structure. Il se peut que cette forme et cette structure qui semblent caractériser les noyaux des éléments trophiques du cystocarpe chez *Gracilaria* soient tout simplement une exagération des caractères présentés par les noyaux des cellules végétatives profondes du thalle.

Il nous reste à ajouter que la structure et l'évolution des noyaux dans les éléments constitutifs du cystocarpe chez *Gracilaria confervoides* sont identiques à ceux observés chez *Gracilaria compressa* que nous venons d'exposer.

De l'ensemble des observations effectuées sur la structure des noyaux des éléments constitutifs du cystocarpe de *Gracilaria*, se dégagent les conclusions suivantes : les phénomènes si caractéristiques qui se manifestent au niveau de ces éléments et qui se traduisent tout d'abord par une hypertrophie de leurs noyaux, par des altérations de structure de ces derniers, par des variations de chromaticité et de teintes conférées par la réaction de FEULGEN, semblent infiniment moins intenses chez cette Algue que chez les types appartenant au groupe des Céramilales étudiés précédemment. Ce fait semble démontrer une spécialisation moindre des éléments constituant l'appareil sporogène de *Gracilaria* ; mais seule une étude étendue à de plus nombreux représentants des Algues rouges plus ou moins inférieurs du point de vue systématique pourrait établir une relation de cause à effet entre l'infériorité de l'organisation et l'intensité plus ou moins accusée des phénomènes accompagnant le développement de l'appareil sporogène.

Plasmodesmes.

Comme nous l'avons déjà fait remarquer, les parois épaisses de l'appareil sporogène de *Gracilaria* représentent un lieu d'élaboration active des matériaux nourriciers nécessaires au développement des carpospores ; nous avons vu les dispositifs réalisés par certaines cellules du gonimoblaste en vue de puiser ces matériaux dans les cellules les plus internes du péricarpe et de les amener au niveau de ce der-

nier. Les cellules de la couche profonde des parois présentent des parois extrêmement épaisses et gélifiées ; elles apparaissent comme plongées dans une masse homogène et paraissent communiquer entre elles par de petits canaux étroits, interrompus dans leur milieu par le couple de membranes synaptiques. Grâce à cette disposition les communications intercellulaires sont très facilement observables et on constate leur nombre extraordinairement grand ; une seule cellule pariétale peut présenter un nombre de cinq à six plasmodesmes la reliant à ses voisines. Il est de toute évidence que l'existence de ce nombre très élevé de plasmodesmes est en relation avec la nécessité de faciliter une circulation intense des matériaux élaborés d'une cellule à l'autre.

Le cystocarpe de *Plocamium coccineum* (Huds.) Lyngb.

Les noyaux somatiques de cette Algue présentent des dimensions qui varient entre $1,5\ \mu$ (noyaux des cellules corticales vieilles) et $2,5\ \mu$ (noyaux de cellules jeunes). Ces noyaux semblent formés par un amas assez dense de granules chromatiques ; la structure fine est difficile à distinguer. Dans le gros syncytium du cystocarpe mûr, provenant de la fusion de la cellule auxiliaire et de la première cellule du gonimoblaste, on observe cependant des noyaux ayant un diamètre de 18 à $20\ \mu$. Les cellules trophiques environnantes en montrent, d'autre part, qui sont en général de $10 \times 10\ \mu$, ou très peu au-dessus.

Loin de présenter un aspect pycnotique à chromatine diffuse, ou sous forme d'amas et de grumeaux informes, ces noyaux conservent, malgré leur hypertrophie prononcée, une structure des noyaux végétatifs normaux ; leur substance chromatique forme un réseau extrêmement dense, à mailles serrées et d'une grande finesse. Les granules de chromatine sont souvent perceptibles. Le réseau chromatique semble avoir une certaine épaisseur, mais occupe la périphérie du noyau. Le nucléole de ces noyaux trophiques est, en général, énorme ; il peut en exister plusieurs à la fois dans le même noyau et, dans ce cas, ils sont de dimensions moindres ; l'acide fuchsine sulfureux leur confère une teinte d'un rouge vermillon pâle. Des noyaux à chromatine plus ou moins diffuse ou à chromatine complètement diffuse, peuvent être très rarement observés. Il est évident que, chez *Plocamium*, l'hypertrophie des noyaux trophiques ne va pas de pair avec une profonde altération de structure, comme c'est le cas chez *Laurencia*, *Halopitys*, *Polysiphonia*, *Ceramium*, etc.

Le cystocarpe est greffé sur la file de cellules centrales ; les noyaux de ces cellules, dans la proximité immédiate du cystocarpe, ont les

caractères et les dimensions des noyaux des cellules trophiques (1).

Les noyaux des carpospores mûres ont un diamètre de 6μ environ; ce noyau, peu chromophile, montre un réseau chromatique extrêmement fin et régulier, périphérique, peu serré, portant des granules de chromatine distincts : structure sans caractères particuliers, en contraste avec ce que nous avons observé au niveau des noyaux des carpospores, chez *Halopitys* et *Laurencia*. Son nucléole, très nettement visible, absorbant très énergiquement le vert lumière, situé au centre du noyau, est de grandes dimensions; il présente environ 3μ de diamètre. Par conséquent, un dixième environ de la matière constitutive du noyau (considéré comme sphérique) se trouve formée par la substance nucléolaire.

Dans les cystocarpes n'ayant pas atteint leur maturité, et dans lesquels les carpospores apparaissent d'aspect polygonal, serrées les unes contre les autres, les noyaux de celles-ci présentent les particularités suivantes : les grains de chromatine sont plus gros, l'aspect plus chromatique. En même temps, le nucléole apparaît sous la forme d'un corpuscule coloré en rose par la fuchsine sulfureuse, phénomène déjà souvent remarqué pour les carpospores jeunes des autres espèces.

Le conceptacle à carpospores d'*Epilithon*.

Le thalle des Algues marines est presque constamment couvert sur une plus ou moins grande étendue de croûtes d'Algues calcaires comme *Melobesia* ou *Epilithon*. Cette circonstance nous a permis d'observer des coupes de conceptacles à carpospores d'*Epilithon* sp. fixées sur des Algues que nous avons eu l'occasion d'observer.

Parvenus au dernier terme de leur développement, ces conceptacle-présentent, d'après KYLIN, un gros syncytium occupant le centre et la partie basilaire de la cavité du conceptacle. Ce syncytium (Fusionss zellscheibe) provient de la fusion d'un grand nombre de cellules auxiliaires et de cellules nourricières. A la surface du syncytium central, vers le milieu du conceptacle, s'observent, même dans un conceptacle mûr, les vieux rameaux carpogoniaux entourés d'une masse de « einzellige Schläuche », sortes de tubes unicellulaires dont chacun représente une cellule terminale d'un rameau formé par des cellules auxiliaires. Sur le pourtour du syncytium central et sur son bord se développent plusieurs filaments formés de deux à trois cellules; les cellules terminales de ces filaments produisent de grosses carpospores.

(1) Nous n'avons pu, malheureusement, observer ces cellules dans le reste du thalle de *Plocamium*.

Les cellules somatiques banales d'*Epilithon* contiennent des noyaux très petits, ne dépassant que de très peu un μ .

Comme c'est la règle générale pour l'appareil sporogène de toute Floridée, les noyaux des cellules composant les éléments essentiels des conceptacles se distinguent avant tout par des noyaux plus ou moins hypertrophiés et, s'il s'agit des cellules trophiques, très riches en chromatine. Cependant, même dans le conceptacle mûr, les noyaux de ces éléments conservent parfois leur structure normale : de gros grains de chromatine, auxquels la réaction de FEULGEN confère une teinte violet foncé, sont distincts. Des éléments dégénérés présentent des noyaux à chromatine complètement diffuse d'un rose vif.

Les carpospores, occupant le pourtour de la cavité du conceptacle, présentent un noyau qui atteint jusqu'à $6,5 \mu$ de diamètre et qui, selon la règle générale, est extrêmement pauvre en chromatine ; leur contour apparaît faiblement dessiné par des granules de chromatine diffus et d'un violacé pâle. Souvent le noyau tout entier ou seulement son nucléole apparaît diffusément et faiblement coloré par le réactif de SCHIFF (Pl. III, fig. F, G).

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

Après avoir exposé les principaux résultats des recherches qui font l'objet de ce travail, nous allons essayer d'en donner une vue d'ensemble et de grouper ces résultats d'une manière permettant au lecteur de mieux saisir leur portée et leur signification.

1. Les faits concernant *la structure, les caractères morphologiques et histochimiques*, ainsi que *l'évolution des plasmodemes* chez les Floridées sont envisagés ici en premier lieu ; quelques considérations sur *l'origine des plasmodemes et leurs rapports avec la plasmalemmes* font suite à ce rappel de caractères généraux de ces dispositifs cytologiques.

2. *La structure du noyau de type courant.* — Les changements plus ou moins profonds subis par ces derniers *dans les cellules axiales* de l'appareil végétatif et surtout *dans les cellules de l'appareil sporogène* des Floridées, constituent le deuxième point de ces considérations générales. Une fois de plus, ce groupe de végétaux, si curieux à tant de points de vue, nous apparaît comme un matériel d'étude extrêmement précieux, offrant d'inépuisables et exceptionnelles ressources permettant d'aborder les problèmes biologiques les plus variés ; nous avons ici, en effet, des processus physiologiques d'une grande complexité se déroulant dans les cadres d'une structure anatomique simple, mais présentant cependant une différenciation amplement suffisante

pour que les fonctions physiologiques soient nettement discernables et nullement confuses. Cette simplicité de la structure anatomique de l'appareil végétatif liée à celle présentant des *degrés de complexité croissante*, de l'appareil sporogène, nous a permis (dans certains cas) de discerner et de suivre facilement le jeu des rapports existants entre le cytoplasme et le noyau d'une cellule donnée, rapports étroitement en relation avec les fonctions remplies par cette cellule. Une lignée des noyaux génératifs, distincts, par leurs caractères, des noyaux trophiques, caractérise les éléments constitutifs essentiels du cystocarpe.

3. Une dernière analyse des caractères propres aux cellules centrales des Floridées — les larges synapses, la disposition du cytoplasme, la répartition polarisée des inclusions — confirme la justesse d'une opinion déjà très ancienne, selon laquelle la signification de ces éléments est celle de *véritables voies de translocation de substances élaborées*.

Un parallèle peut être établi entre les cellules axiales des Floridées et les tubes criblés des plantes supérieures et il semble bien qu'une homologie manifeste existe entre ces deux sortes d'éléments.

4. Enfin, nous essayons de mettre en évidence et de démontrer que, chez les Floridées dont l'appareil végétatif est quelque peu différencié, l'appareil placentaire caractéristique des cystocarpes adultes n'est qu'un prolongement des cellules axiales : les phénomènes cytologiques caractérisant ces dernières se retrouvent dans les éléments constitutifs du placenta et certains de ces phénomènes, comme par exemple la dégénérescence nucléaire, sont même beaucoup plus accentués.

Les plasmodemes et les synapses.

Comme il existe déjà un très grand nombre d'observations concernant les plasmodemes des Algues rouges, observations qui se succèdent à intervalles plus ou moins grands depuis presque un siècle, nous croyons utile de faire précéder cet aperçu d'ensemble par une discussion de ces travaux antérieurs ; cette discussion montre, en outre, comment nos recherches ont réussi à mettre d'accord les données contradictoires apportées par les auteurs qui nous ont précédée de près ou de loin dans l'étude des plasmodemes.

DISCUSSION DES TRAVAUX ANTÉRIEURS

Les principaux résultats des recherches sur les communications intercellulaires des Algues rouges ont été résumés dans la partie historique de ce mémoire. Grâce aux dimensions généralement élevées et parfois même tout à fait exceptionnelles de ces dispositifs dans ce groupe de

Végétaux, leur existence n'a jamais pu être mise en doute. Les divergences d'opinion exprimées par les auteurs ne se rapportent qu'à la structure des communications intercellulaires et particulièrement au détail fondamental de cette structure, celui de l'existence ou de l'absence d'une *membrane obturatrice* au niveau des ouvertures ménagées dans les parois squelettiques des cellules. Sur ce point capital, les travaux existants sur les communications intercellulaires des Algues rouges peuvent être répartis en deux grandes catégories.

Une première renferme les travaux qui relatent la présence d'une fine formation membraneuse, renforcée ou non par des disques réfringents et plus ou moins épais, formation obturant ainsi les orifices ménagés dans les parois squelettiques des cellules. Parmi les auteurs des travaux de cette première catégorie, on peut citer : KLEIN (1877), AMBRONN (1880), GARDINER (1884), WILLE (1885), MOORE (1885), FALKENBERG (1901), HENCKEL (1901), KOHL (1902), KIENTZ-GERLOFF (1902), MIRANDA (1930), JUNGERS (1933), MÜHLDORF (1937).

Il était tout à fait logique de supposer aux interruptions existant dans la paroi squelettique des cellules le rôle d'un dispositif tendant à établir ou, au moins, à faciliter la communication entre les protoplastes des cellules voisines ; la grande majorité des auteurs que nous venons de citer ont fini par se persuader de l'existence des plasmodemes, c'est-à-dire de tractus cytoplasmique d'une finesse extrême traversant la membrane obturatrice des communications intercellulaires. Ces auteurs s'efforcent aussi de ramener la structure de ces communications chez les Floridées à celle des ponctuations des plantes supérieures : la fine membrane obturatrice des Algues rouges correspond à la portion amincie de la paroi celluloso-pectique groupant les fins plasmodemes des Végétaux supérieurs. Mais une série de difficultés venaient s'opposer à cet essai d'homologation. Tout d'abord, la présence presque constante des disques ou plateaux réfringents, fortement colorables, étroitement accolés, d'après les auteurs, à la membrane obturatrice venait compliquer les choses. La membrane obturatrice, dans ces cas, devait être reconnue souvent comme hypothétique. En outre, dans les cas où il n'existe pas de plateaux réfringents, ceux de ces auteurs qui ont essayé de mettre en évidence la nature chimique de la membrane obturatrice en question, par des moyens il est vrai simples et insuffisants, ont pu toutefois constater que cette membrane montre, avec constance, un comportement toujours semblable à celui du contenu cellulaire, toujours différent du comportement de la paroi squelettique.

Les auteurs de travaux classés par nous dans une première catégorie considèrent donc les communications intercellulaires chez les Floridées comme étant complètement fermées (AMBRONN, KIENTZ-GERLOFF, JUNGERS), ou admettent l'existence d'une liaison entre les proto-

plastides des cellules voisines au moyen de fins plasmodesmes, communication qu'on s'est accordé à nommer généralement, chez les Floridées, du terme inexact de *communication indirecte*. Mais, chose remarquable, un bon nombre de ces mêmes auteurs observent simultanément et parfois chez une et même Algue, à côté des communications indirectes, l'existence de communications *directes*, c'est-à-dire de communications dont aucun dispositif obturateur ne vient fermer l'orifice. En citant les noms de ces derniers auteurs, nous voyons revenir ceux de KLEIN (1877), MOORE (1885), HENCKEL (1901), MÜHLDOFF (1937), auxquels nous devons ajouter ceux de ARCHER (1876), WRIGHT (1879) et GIBSON (1891) qui considèrent les communications intercellulaires chez les Floridées comme étant, à l'origine, des communications *directes* et *ouvertes*, mais qui se ferment, plus tard, par des obturateurs spéciaux, les disques réfringents.

Il nous reste maintenant à citer les auteurs dont les ouvrages peuvent être classés dans une deuxième catégorie, et selon lesquels les communications intercellulaires des Floridées sont toujours, c'est-à-dire à n'importe quel moment du développement de la plante et dans n'importe quelle espèce, des communications *directes* et *ouvertes* : aucune formation ne ferme l'orifice ménagé dans les parois des cellules et par lequel les protoplastes des cellules voisines communiquent entre eux. Parmi ces derniers auteurs, nous avons THURET et BORNET (1878), HICK (1884), MASSEE (1884), DAVIS (1891), LEWIS (1909), KUBART (1909), CONNOLLY (1911), MANGENOT (1924-1926).

Les auteurs cités n'envisagent pas cependant les choses d'une seule et même manière. La plupart de ces derniers, ainsi que KLEIN, MOORE, ARCHER, WRIGHT et GIBSON rappelés plus haut, voient une continuité parfaite entre le cytoplasme des protoplastes de deux cellules voisines, tandis qu'en réalité ils ont à faire à une véritable fusion de ces protoplastes : le cytoplasme passe, en effet, à travers l'orifice ménagé dans la paroi squelettique sous la forme d'un cordon épais et continu (« Plasmastrang » des auteurs allemands, « thread », « cord » des auteurs anglais). MANGENOT, au contraire, admet qu'un simple contact entre les protoplastes a lieu au niveau de chaque communication intercellulaire des Algues rouges, opinion émise pour la première fois dans les « *Études phycologiques* » de THURET et BORNET. MÜHLDOFF vient confirmer l'existence d'une disposition semblable au niveau des communications intercellulaires étroites de *Hildebrandtia rivularis*.

Il est facile de se rendre compte de la signification de la membrane obturatrice dont l'existence au niveau des communications intercellulaires a été affirmée, chez les Algues rouges, par un si grand nombre d'auteurs. Il suffit, en effet, d'examiner les figures 8, 9, 13 représentant ces dispositifs reliant entre elles les cellules centrales de *Halopitys*

et de *Polysiphonia* : le couple de membranes synaptiques confondues en une seule formation membraneuse présente ici l'aspect d'une pellicule homogène, tendue dans l'orifice ménagé dans les parois transversales des cellules centrales.

Nous avons eu, maintes fois, l'occasion de constater que les réactifs coagulants plus ou moins brutaux font apparaître dans le cytoplasme, au niveau du synapse, soit des granulations ou des grumeaux, soit des tractus filamenteux orientés parallèlement. On observe ces aspects dans des cellules fixées par l'alcool ou traitées par le réactif iodo-ioduré, l'acide sulfurique étendu, ou encore conservées longtemps dans le formol (1). Ces grumeaux et ces filaments disposés de chaque côté et sur les deux faces de la membrane ou des membranes synaptiques peuvent donner assurément l'impression que celles-ci sont traversées de fins orifices ; mais de telles images ne sont jamais visibles dans les cellules vivantes ; on ne les observe jamais, non plus, dans des préparations obtenues après action ménagée de fixateurs délicats. Ce sont donc des images trompeuses dont certaines sont peut-être en rapport avec une structure particulière du cytoplasme parasynaptique et celui du tractus cytoplasmique axial de cellules centrales, mais dont aucune ne signifie l'existence de perforations dans les synapses (2). Un autre détail de structure très caractéristique, l'existence, au niveau des communications intercellulaires des Algues rouges, de membranes, de plateaux ou de disques réfringents et fortement colorables a été observée, comme nous l'avons déjà fait remarquer, dès le début, par tous les auteurs qui ont étudié ces dispositifs. Ce sont, en effet, les « Platten » de SCHMITZ (1883) et de FALKENBERG (1901), les « Stoppers » des auteurs anglais. La nature et le rôle de ces différenciations sont restés très longtemps obscurs. Cependant, déjà, SCHMITZ remarque la *continuité* qui existe entre la couche pariétale du protoplaste et les plateaux réfringents et fortement colorables ; il les considère comme des différenciations cytoplasmiques, et ses observations sont confirmées par des travaux ultérieurs. Se basant sur une technique cytologique moderne et appropriée

(1) Nous avons obtenu une structure filamenteuse particulièrement nette en utilisant la réaction iodophile de Romieu pour les lécitines, laquelle nécessite l'emploi préalable de l'acide chlorhydrique à 10 p. 100 ainsi que l'acide sulfurique étendu servant à la distinction de l'amyloïde après le traitement par l'iode.

(2) PHILLIPS qui se sert de matériel fixé au liquide de Flemming constate une structure fibreuse au niveau des « disques » réfringents des synapses ainsi que dans le trabécule cytoplasmique axial des cellules centrales : « The protoplasm of the disc surface of any ordinary cell where no trabecula occurs, is obviously different in character from the rest of the protoplasm. It is laden with matter which stains more deeply with reagents, and it seems somewhat fibrous with the fibres standing out from the disc surface like a fur. When a trabecula occurs, as in the axial cells of *Ceramium*, this fibrous or striated condition continues into the trabecula for a considerable distance... »

(fixation avec un liquide contenant du bichromate de potassium), ainsi que sur l'observation d'un matériel extrêmement favorable, MANGENOT (1924) est le premier à donner une interprétation exacte de la structure et du rôle joué par les communications intercellulaires chez les Algues rouges (1). Les « plateaux » peuvent, comme le montre cet auteur, varier en forme et en épaisseur, étant réduits, en certains cas, à de minces membranes — membranes synaptiques — parfois même confondues en une seule formation membraneuse.

Peu après, MIRANDA (1930) paraît cependant revenir à la notion de communications intercellulaires indirectes des auteurs anciens. La figure donnée par cet auteur représente l'ouverture large d'une communication intercellulaire chez *Bornetia secundiflora* obturée par un disque épais présentant une structure finement striée ; les stries, qui pourraient être de fins tractus cytoplasmiques, relient deux minces membranes sidérophiles disposées sur chaque face du disque réfringent. Il est difficile d'interpréter ces figures publiées par MIRANDA en accord avec nos propres observations, comme nous l'avons fait pour les travaux d'autres auteurs. Cependant, ces images offrent une ressemblance frappante avec celles observées fréquemment par nous au niveau des communications intercellulaires des cellules centrales de *Ceramium* (Pl. VI, fig. D) : les deux membranes synaptiques, écartées par une légère contraction du contenu cellulaire, apparaissent reliées par de nombreux et fins tractus, dont la formation met en évidence une grande viscosité de la substance dont elles sont constituées.

Les observations de MÜHL DORF (1937, 1938) semblent, malgré les opinions exprimées par cet auteur, confirmer la conception de MANGENOT sur les communications intercellulaires des Algues rouges. En effet, cet auteur, d'une part reconnaît l'absence de toute trace de membrane squelettique au niveau de ces communications, d'autre part figure les communications intercellulaires ouvertes dans les cellules centrales de *Ceramium* (fig. 1) (2), enfin écrit, à propos des communications intercellulaires chez *Hildebrandtia rivularis* qu'il reconnaît comme étant directes et ouvertes : « Das sind die protoplasmatischen Stränge, welche deutlich von einem Protoplasten zum anderen ziehen », en insistant sur le fait que le tractus cytoplasmique reliant ainsi les deux protoplastes voisins est interrompu, en son milieu, au niveau de la lamelle mitoyenne. Or cela signifie que les deux protoplastes sont en contact, sans se confondre, au niveau de l'orifice ménagé dans la paroi séparatrice, comme l'a décrit MANGENOT. En ce qui

(1) Nous insistons tout particulièrement sur l'emploi du bichromate de potassium responsable en grande partie d'une bonne fixation des disques et plateaux.

(2) Il est vrai que l'explication de la figure est en contradiction avec le texte de l'article ; mais la figure est claire et montre l'absence de toute formation obturatrice.

concerne la substance « cimentaire » (Kittsubstanz) qui forme, d'après MÜHLDOERF, une sorte de membrane séparatrice entre les deux protoplastes voisins chez *Polysiphonia*, cette dernière, est, de l'avis même de l'auteur, d'une finesse extrême, presque inexistante et il lui refuse, d'ailleurs, la valeur d'une véritable membrane.

On a l'impression nette que MÜHLDOERF ne tire pas les conclusions qui, logiquement, découlent des faits observés par lui, accordant, quand il s'agit des Algues, trop d'importance à des détails d'ordre morphologique qu'il fait passer avant les notions d'ordre physiologique qui, dans le cas présent, doivent prévaloir. Ainsi, il critique l'emploi du terme plasmodesme pour les communications intercellulaires chez les Algues rouges, à cause du diamètre élevé présenté par ces dispositifs dans ce dernier groupe de Végétaux. Les plasmodesmes « *filaments plasmatiques qui traversent les parois des cellules et ainsi élèvent les protoplastes isolés du corps végétal au degré d'un organisme unifié* » (1) cesseraient donc d'être des plasmodesmes s'ils devenaient plus épais, même en conservant leur fonction. A cette première objection, il ajoute, cependant, une autre que l'on saisit bien dans le passage suivant : « Die süßwasser Rhodophyte *Hildebrandtia rivularis* hat sehr feine Tüpfelkanäle, welche in Einzahl die Zellmembranen oft nach allen Richtungen hin durchziehen. Ihre Ähnlichkeit mit Zellbrücken ist infolge ihrer Feinheit zwar sehr auffallend, aber doch nur äusserlicher Natur, da sie die Mittellamelle nicht durchdringen, sondern sich hier nur aneinanderlehnen ». Cette deuxième objection, faite par MÜHLDOERF contre l'emploi du terme *plasmodesme* pour les communications intercellulaires des Algues rouges, concerne donc la discontinuité existant au niveau de ces dispositifs dans ce groupe de Végétaux ; en effet, cette discontinuité a déjà été observée par THURET et BORNET (1878) (voir p. 4) et confirmée par MANGENOT. MÜHLDOERF voit une *parfaite continuité* dans les fins plasmodesmes des plantes supérieures, et ceci constitue pour lui une autre différence fondamentale qui interdit l'emploi du même terme pour les deux cas. Mais, cette différence de structure entre les communications intercellulaires des Algues rouges et des plantes supérieures, existe-t-elle réellement ? Les plasmodesmes des Végétaux autres que les Floridées sont généralement figurés sous forme de tractus cytoplasmiques sans trace de différenciation quelconque ; d'autres auteurs, au contraire, figurent, au milieu de chaque plasmodesme, un nodule arrondi (Knötchen, Mittelknötchen) et MANGENOT est le premier à supposer que cette différenciation pourrait être homologue du couple sidérophile des communica-

(1) ...Plasmafäden, welche die pflanzlichen Zellwände durchsetzen und damit die einzelnen Protoplasten des Pflanzenkörpers zu einem Gesamtorganismus erheben... (Strasburger, *Über Plasmaverbindungen pflanzlicher Zellen*. Jahrb. f. wiss. 36, 1901.)

tions intercellulaires des Algues rouges. La localisation de ces deux sortes de différenciations au niveau de la lamelle moyenne des parois est en effet très frappante ; si les nodules des plasmodesmes des Végétaux supérieurs apparaissent toujours indivis, nous savons aujourd'hui que les membranes sidérophiles des Algues rouges se présentent, de même, très souvent confondues dans une seule formation membra-



FIG. 25.— Coupes de cribles joignant des tubes criblés en activité (d'après MANGENOT.)
a., *Vitis vinifera* : chaque perforation du crible est occupée par une paire de corps sidérophiles (membranes synaptiques) extrêmement rapprochés. — b., *Bryonia dioica* : les ouvertures du crible sont occupées par des bouchons sidérophiles (membranes synaptiques confondues). Comparer aux figures 26 b et c'.

neuse, ou forment une sorte de lentille unique réfringente et fortement colorable. Ainsi, MANGENOT, en 1924 déjà, remarque que « rien ne paraît s'opposer à l'homologation des « grains médians » avec les couples sidérophiles des Floridées », et PHILLIPS écrit, en 1926 : « The Florideae are plants where the connection between cell and cell is often confined to a single pit, which therefore is larger than ordinary... »

Nous pouvons aujourd'hui affirmer qu'un grand nombre de faits viennent à l'appui de ces suppositions :

1° Tout d'abord, le premier auteur cité étudie (1926) la structure des tubes criblés chez quelques Angiospermes. Les dispositifs existant au niveau des cribles frappent aussitôt par leur extrême analogie avec ceux relevés par ce même auteur dans l'appareil placentaire des Floridées. On y voit, en effet, le couple sidérophile, avec deux membranes, dont l'une au moins est en continuité directe avec la pellicule ectoplasmique de la cellule. On voit, sur une plaque criblée, de multiples orifices

dont chacun, au lieu d'être énorme, n'atteint qu'environ $2\ \mu$; mais l'aspect suivant lequel les images obtenues sur des préparations fixées et colorées se présentent ici, est aussi varié que celui des figures observées au niveau des communications intercellulaires des Algues rouges, en même temps que parfaitement semblables à ces dernières (fig. 25).

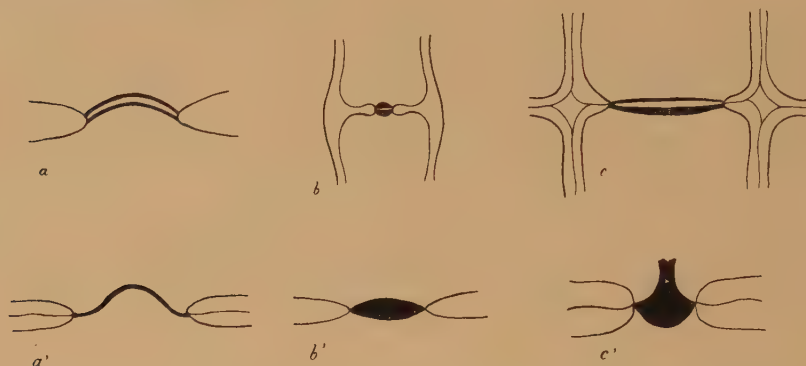


FIG. 26. — Les aspects divers des synapses reliant les cellules du thalle chez les Floridées. a., synapse formé par deux membranes synaptiques minces et distinctes. a', synapse dans lequel les deux membranes synaptiques sont confondues. b., synapse formé par deux membranes synaptiques distinctes, épaisses, ayant chacune la forme d'une petite lentille. b', synapse affectant la forme d'un corps lenticulaire unique. c., synapse asymétrique : une des membranes synaptiques est plus épaisse que l'autre. c', synapse affectant la forme d'un « bouchon ». Les synapses de types a', b', c', proviennent des types figurés en a, b, c.

2° Une note récente de M^{lle} SALMON (1939) permet d'établir, non seulement une identité de structure entre les communications intercellulaires des tubes criblés et celles des Floridées, mais aussi une identité frappante en ce qui concerne leur constitution chimique.

3° D'autre part, MÜHLDOERF, par une étude histochimique appliquée aux plasmodemes des Végétaux supérieurs, met pareillement en évidence des propriétés chimiques qui se révèlent les mêmes que celles observées par nous au niveau des communications intercellulaires des Algues rouges, notamment l'existence de lipoides au niveau des plasmodemes et le bleuissement par le Nadi de ces mêmes dispositifs.

4° Comme cela est déjà établi pour les communications intercellulaires des Algues rouges, les fins plasmodemes des Végétaux supérieurs montrent, d'après MÜHLDOERF, des états fonctionnels très divers, se traduisant par des modifications de *diamètre*, de *consistance*, de *propriétés chimiques*.

5° Les plasmodemes des Végétaux supérieurs ne sont pas toujours groupés sur des portions amincies de la paroi squelettique, fermant les

punctuations si caractéristiques de ces Végétaux ; dans certains cas, nous trouvons des plasmodesmes du type « solitaire » (KOHL, 1900) qui traversent la paroi tout entière et non des parties amincies de cette dernière (« Wandbrücken » de MAYER (1920), nommés ainsi par opposition aux « Tüpfelbrücken »). Des plasmodesmes de ce type se rapprochent évidemment des communications intercellulaires des Floridées.

6° Si les communications intercellulaires des Algues rouges se présentent, dans certains cas particuliers (cellules axiales, éléments de l'appareil sporogène), avec des dimensions exceptionnelles, on sait d'autre part, que tous les passages existent entre ces larges communications et celles ne dépassant pas les dimensions de $\frac{1}{2}$ -1 μ dans les cellules corticales du thalle.

Les faits énumérés semblent donc démontrer l'existence d'un type de structure unique et général dans le règne végétal, comportant certaines possibilités de variations ; les fins plasmodesmes des Végétaux supérieurs, comme l'a déjà pensé STRASBURGER, paraissent souvent établir un *contact* entre les protoplastes des cellules voisines, et non une parfaite continuité. Il paraît cependant évident que ce contact, réalisé par l'intermédiaire d'un *synapse*, puisse faire suite à un état primitif de continuité parfaite entre les protoplastes de deux cellules voisines ; on peut aussi concevoir une fusion secondaire des deux membranes synaptiques d'un plasmodesme à structure discontinue ; cette coalescence de membranes, accompagnée de l'élargissement de l'orifice du plasmodesme, peut précéder, à son tour, une véritable fusion, comme nous l'avons observé dans le placenta des Algues rouges.

La définition donnée par MANGENOT pour le terme de *plasmodesme*, définition qui complète et précise celle de STRASBURGER, se rapporte et convient donc aussi bien pour les fins plasmodesmes traversant les punctuations des membranes cellulaires chez les plantes supérieures, que pour les larges plasmodesmes des Floridées. D'après la définition de ce dernier auteur, un plasmodesme est « *un tractus cytoplasmique continu ou discontinu, mais non interrompu par une membrane imperméable* (1), *mettant en communication, par un orifice de la paroi mitoyenne, les protoplastes de deux cellules voisines* ».

(1) Il serait plus correct d'écrire : *par une membrane squelettique*.

LES RÉSULTATS DE NOS RECHERCHES

La structure des plasmodesmes.

Les larges plasmodesmes reliant les cellules des Algues rouges (Floridées), et spécialement ceux existant au niveau des cellules centrales et des éléments formant l'appareil sporogène de ces Algues, constituent un matériel extrêmement favorable à l'étude de ces dispositifs.

L'observation du matériel frais, ainsi que l'emploi de l'hypochlorite de soude, permet d'établir l'existence de larges ouvertures dans les parois squelettiques des cellules de ces Végétaux. L'emploi de méthodes modernes de fixation et de coloration, puis l'examen de coupes sériées, nous montrent qu'au niveau de ces ouvertures, les protoplastes des cellules voisines s'affrontent sans se confondre; aucune formation obturatrice ne vient s'interposer entre les deux protoplastes mis ainsi en contact direct. A la surface de chacun de ces protoplastes, il existe, au point de contact, une différenciation spéciale, d'aspect réfringent et fortement colorable par la laque d'hématoxyline : ce sont les membranes sidérophiles décrites par MANGENOT, et qui peuvent présenter parfois une épaisseur considérable, de sorte qu'il s'agit de « plateaux » et de « disques » sidérophiles. A ce couple de membranes sidérophiles, MANGENOT, qui fut le premier à découvrir leur véritable nature, donna le nom de *synapse*.

Une sorte de cadre annulaire, réfringent, s'observe souvent au pourtour de l'ouverture du plasmodesme.

Les plasmodesmes peuvent se présenter sous des aspects extrêmement variés et qui sont déterminés :

- 1° Par la largeur de l'ouverture ;
- 2° Par l'épaisseur plus ou moins grande du cadre réfringent ;
- 3° Et, avant tout, par la forme et l'épaisseur des deux membranes synaptiques.

Nous réserverons pour le paragraphe suivant l'étude des caractères morphologiques des synapses ; mais nous indiquerons, ici-même, quels sont les divers types de plasmodesmes déterminés par la largeur de l'ouverture ou l'épaisseur variable du cadre réfringent. Suivant le diamètre de l'orifice, on peut distinguer des plasmodesmes étroits et des plasmodesmes larges, tous les intermédiaires existant, bien entendu, entre les catégories extrêmes.

Les plasmodesmes les plus étroits, chez les Floridées, ont environ $\frac{1}{2}$ -1 μ de diamètre seulement. Ce sont, par exemple, les plasmodesmes reliant entre elles les cellules les plus périphériques d'un thalle massif,

c'est-à-dire les cellules corticales. Chez certaines Floridées, telles que *Furcellaria* et *Halopytis*, plus on avance vers l'intérieur d'un pareil thalle, plus on rencontre des plasmodesmes au diamètre sensiblement augmenté. Mais ce n'est que dans la partie tout à fait axiale du thalle — cellules centrales, hyphes axiales — que ces derniers se présentent avec une largeur tout à fait exceptionnelle et que l'on rencontre exclusivement parmi les Algues rouges. Cette largeur exceptionnelle est atteinte, de même, par les plasmodesmes reliant les éléments essentiels du cystocarpe ; et si ce dernier possède des parois bien développées, on suit facilement une augmentation du diamètre des plasmodesmes reliant les cellules des parois, de l'extérieur vers l'intérieur du cystocarpe. Le diamètre des larges plasmodesmes des cellules centrales et des éléments du gonimoblaste est très variable suivant les espèces. Dans le cas des cellules centrales, il dépend du calibre des cellules et de la largeur plus ou moins grande par laquelle les cellules sont en contact à leur extrémité : chez *Furcellaria fastigiata* dont les cellules centrales sont effilées, le diamètre des plasmodesmes n'excède pas $7\ \mu$. environ ; chez *Ceramium rubrum* dont les cellules centrales sont volumineuses mais se terminent en dôme, ne se touchant que par une surface réduite, le diamètre des plasmodesmes est de l'ordre de $10-13\ \mu$, dans les cellules âgées ; chez *Polysiphonia elongata*, dont les cellules centrales assez volumineuses ont la forme de cylindres se touchant par toute la surface de leurs bases, les synapses peuvent atteindre un diamètre de $30\ \mu$; chez *Asparagopsis armata* dont les cellules centrales se renflent en ampoule dans leur partie terminale, M. et M^{me} FELDMANN constatent que les plasmodesmes y peuvent atteindre $130\ \mu$ de diamètre, dimension tout à fait remarquable et sans doute exceptionnelle. D'une manière générale, les plasmodesmes, très étroits dans les cellules centrales jeunes, les plus voisines du sommet, s'élargissent rapidement à mesure que ces cellules s'allongent.

Dans le cas du gonimoblaste, les synapses reliant les éléments du placenta, s'élargissent énormément jusqu'à atteindre plusieurs fois leur diamètre primitif. Ainsi, chez plusieurs Cérámiales, le diamètre des plasmodesmes reliant les éléments profonds du placenta d'un cystocarpe mûr est de l'ordre de $60-100\ \mu$.

Dans des plasmodesmes relativement peu larges, comme ceux des cellules axiales de *Ceramium* et de *Furcellaria*, la présence d'un cadre réfringent et épais est un élément de complication et souvent gêne l'observation. Ce cadre, grâce à sa réfringence, est très apparent sur le vivant ou encore sur du matériel fixé mais non coloré, alors qu'aucune trace n'en est plus visible sur des préparations colorées à l'hématoxyline. L'existence d'un cadre annulaire fut constaté, de même, dans certains plasmodesmes larges comme ceux des cellules centrales de *Polysiphonia* et des éléments constituant le placenta du gonimoblaste

chez *Delesseria sanguinea* (ici, son importance du point de vue morphologique diminue en raison des dimensions élevées du plasmodesme) ; dans ces deux derniers cas, ce cadre ressortait d'une manière très nette après la réaction de Smith-Dietrich. Nous ne nous sommes pas arrêtés suffisamment sur l'étude de cette formation et nous ne pouvons pas nous prononcer ici d'une manière décisive sur la nature et la signification de ce cadre réfringent. Il semble bien, cependant, que nous avons affaire, le plus souvent, à une zone de croissance de la membrane, zone plus ou moins accentuée, et qui, comme le montrent les réactifs histo-chimiques, apparaît comme imbibée des matières lipidiques abondantes dans son voisinage immédiat. Dans d'autres cas, ce n'est que le rebord du synapse vu latéralement qui apparaît sous la forme d'un cercle épais et réfringent encadrant l'orifice du plasmodesme (*Furcellaria*).

Caractères morphologiques des synapses.

Nous allons rappeler successivement, d'abord les aspects présentés par les synapses *in vivo*, ensuite, les aspects présentés par les mêmes synapses après fixation et coloration.

Vu sur le vivant et dans des plasmodesmes présentant un diamètre considérable, comme par exemple ceux de cellules axiales très larges, le synapse se présente, comme nous l'avons déjà décrit à propos de *Halopitys*, *Polysiphonia* et *Delesseria*, sous la forme d'une mince différenciation membraneuse, *unique* et d'aspect réfringent (fig. 13 et 26 a'). Le synapse, sous cette forme de fine pellicule, enchâssée dans l'orifice de la paroi squelettique est généralement fortement bombé vers l'intérieur d'une des deux cellules axiales voisines. Il peut cependant, dans certains cas, se présenter comme une membrane plate tendue dans l'orifice de la communication intercellulaire, qu'il semble ainsi fermer. Les membranes synaptiques apparaissent donc avec les propriétés d'une membrane élastique, élasticité déjà mentionnée par M. et M^{me} FELDMANN dans une note récente (1939). Cette différenciation membraneuse n'est autre chose, comme nous avons eu déjà l'occasion de le dire, que la membrane « obturatrice » des auteurs ; certains d'entre eux l'ont considérée comme imperméable et ont cherché de fins plasmodesmes ou des ponctuations à son niveau ; d'autres, comme HICK, l'ont reconnue comme ne pouvant constituer un obstacle aux échanges intercellulaires.

Dans le cas des plasmodesmes étroits, comme par exemple ceux qui relient les cellules du thalle d'un *Antithamnion*, ou ceux reliant les cellules corticales dans le thalle massif d'une Floridée quelconque, le synapse se présente sous la forme d'un corps lenticulaire réfringent. Il peut être formé par deux membranes synaptiques épaisses et dis-

tinctes (fig. 26 b) ou au contraire confondues (fig. 26 b'). Nous voyons, décrits chez les auteurs, ces derniers types de synapse, comme des « boutons » ou « bouchons » ou tout simplement « corpuscules réfringents », interrompant, dans son milieu, le tractus cytoplasmique reliant les unes aux autres les cellules du thalle chez les Floridées. Nous ne saurons cependant trop insister sur la grande difficulté d'interprétation des images observées au niveau des synapses des cellules vivantes. Le cadre annulaire réfringent (« collar », « ring », « lipe-like » des auteurs anglais) peut être facilement pris pour des membranes synaptiques épaisses ou plus exactement pour un synapse épais, tandis qu'à l'intérieur de ce cadre il n'existe souvent qu'un synapse membraneux d'apparence fine. La confusion est d'autant plus possible que ce cadre réfringent représente, tantôt un épaississement de la paroi squelettique, tantôt un rebord épaissi du synapse lui-même. Il est probable aussi que les deux cas peuvent coexister.

Certains colorants vitaux, comme le rouge neutre, sont très faiblement fixés par les membranes synaptiques ; le bleu de crésyle, le bleu de Nil se fixent mieux, ainsi que certains colorants des mitochondries, comme le vert Janus. Dans ce même ordre d'idées, il est intéressant de noter une observation analogue de GUILLIERMOND et GAUTHERET (1940) ; ces auteurs observent, en effet, que le bleu de crésyle, en dehors des vacuoles des cellules vivantes, se fixe aussi sur les ponctuations de la paroi cellulaire (l. c., p. 23, 24, 36) ; ces ponctuations fixent aussi d'autres colorants vitaux comme le vert Janus, le noir Janus, les bleus de Nil, de toluidine, de méthylène, la pyronine B, et peu le rouge neutre.

Les synapses, d'aspect réfringent sur le vivant, examinés en lumière polarisée ne montrent pas de biréfringence.

Les données recueillies par l'observation du synapse, *in vivo*, doivent nécessairement être complétées par l'étude du matériel fixé et coloré, débité ensuite en coupes sériées. Cette étude nous permet de confirmer l'existence de synapses de types variés.

Dans les synapses très larges, nous retrouvons la pellicule fine et unique tendue dans l'orifice de la paroi squelettique (fig. 26 a) ; mais à la place de cette pellicule, qui apparaît toujours unique sur le vivant, on aperçoit souvent sur le matériel fixé et coloré, deux formations membraneuses distinctes : la fixation semble provoquer la séparation des deux membranes synaptiques confondues ou très intimement unies.

Dans les plasmodesmes étroits — ceux des cellules centrales très jeunes et ceux des cellules corticales, la fixation et la coloration du matériel mettent en évidence, au niveau des synapses, deux membranes épaisses et distinctes en forme de lentille (fig. 26 b). Ces membranes peuvent, cependant, être confondues et se présenter sous la forme d'un corps lenticulaire unique (fig. 26 b').

Dans les deux cas, aussi bien celui des synapses larges que celui des synapses étroits, une asymétrie des structures plus ou moins accentuée peut avoir lieu. On observe, en effet, un développement plus prononcé d'une des deux membranes synaptiques (fig. 26 c). Si les deux membranes synaptiques, dont l'une prend un développement plus ou moins considérable, fusionnent, nous avons, au niveau du synapse, l'aspect d'un « bouchon » ou d'un « bouton » épais (fig. 26 c').

Comme nous avons eu déjà l'occasion de le dire, l'aspect de la membrane synaptique, dans les plasmodesmes larges, est celui d'une membrane fine et *élastique*. Sur le matériel fixé, c'est au contraire une pellicule rigide et cassante (là où elle présente une surface considérable). Sur des coupes, cette pellicule apparaît fendue en lanières plus ou moins parallèles et son aspect général donne bien l'impression d'une telle consistance : le fixateur coagule et durcit les membranes synaptiques, sans qu'elles perdent tout à fait leur élasticité. C'est pourquoi, aussi, ces différenciations peuvent être coupées sans être brisées. Il arrive de même que, sous la pression du rasoir, ces membranes synaptiques se détachent de la plus grande partie du pourtour de l'orifice dans lequel elles se trouvent enchâssées et apparaissent alors légèrement enroulées sur elles-mêmes (Pl. VI, fig. i).

En observant des coupes épaisses, faites à main levée, on observe souvent les couples de lamelles synaptiques complètement arrachés du point d'attache et dispersés dans tous les sens le long du « siphon axial » comme de petites pièces de monnaie. Cette observation met une fois de plus en évidence la consistance rigide de ces lamelles, consistance due à l'action du fixateur.

Les auteurs (1) ont généralement reconnu, non seulement la nature protoplasmique des membranes synaptiques, mais aussi leur dépendance, leur continuité avec le reste du cytoplasme. Déjà SCHMITZ (1883) attire l'attention sur la continuité existante entre les membranes synaptiques et le cytoplasme pariétal de la cellule. Dans son exposé sur la structure des communications intercellulaires chez les Floridées, nous lisons notamment : « Anderseits hängen diese Platten mit dem wandständigen Protoplasma der betreffenden Zelle direct und fest zusammen und bilden anscheinend nur den Abschluss des wandständigen Protoplasmaschlauches längs der Tüpfelfläche. »

D'autre part une dépendance, une continuité semble exister entre la surface des membranes synaptiques et le reste du cytoplasme de la cellule ; c'est ainsi que la plasmolyse détache le cytoplasme partout des parois cellulaires mais non de ces différenciations à l'aspect réfrin-

(1) Certains auteurs n'émettent aucune hypothèse quant à la nature des synapses, et JUNGERS, seul, affirme leur « nature membranaire ».

gent « fermant » l'ouverture des communications intercellulaires (1) — observation faite par plusieurs auteurs comme CONOLLY, PHILLIPS, et que nous-mêmes avons pu faire dans les cellules ayant été contractées par des liquides fixateurs. D'autre part, PHILLIPS constate, dans les cellules axiales de *Dasya coccinea* et *Ceramium strictum*, une intime connexion, une continuation entre les « pits » (ponctuations) et le cytoplasme du tractus cytoplasmique axial des cellules.

L'étude histochimique démontre, en effet, un passage gradué entre la membrane synaptique et le reste du contenu cellulaire ; toutefois, les préparations fixées et colorées à l'hématoxyline nous montrent les membranes synaptiques comme étant nettement, et même d'une manière tranchante, délimitées du reste du cytoplasme ; elles apparaissent en conséquence comme des zones très distinctes ayant en quelque sorte une consistance plus dense, en outre d'une nature chimique spéciale. MANGENOT (1924-1926), le premier, a montré que, aussi bien chez les Floridées que chez les plantes supérieures (fig. 25), les membranes synaptiques sont des endroits où la pellicule, très fine, périphérique du cytoplasme — la plasmalemmе — prend un développement exagéré. MÜHLDOFF (1937) fait la même constatation pour les cellules axiales de *Polysiphonia* (2). La figure 11 montre cette continuité entre les membranes synaptiques et la plasmalemmе.

Caractères histochimiques des synapses.

Il est de toute évidence qu'une étude des plasmodesmes, limitée aux caractères morphologiques, est insuffisante et ne peut apporter une solution satisfaisante aux problèmes d'importance capitale que la connaissance exacte de leur structure ne fait que poser : celui, d'abord, de leur véritable nature, et celui, très discuté, du rôle joué par ces dispositifs dans la physiologie des tissus et de la plante entière.

Une étude des caractères histochimiques des synapses, ajoutée à celle de leurs caractères morphologiques, doit constituer un premier moyen d'engager les recherches dans cette nouvelle voie.

Tout d'abord, l'emploi de réactifs caractéristiques des constituants de la paroi cellulaire achève de démontrer l'absence de toute trace d'un constituant quelconque de cette nature au niveau des synapses ; par contre, nos recherches mettent en évidence au niveau de ces

(1) Sauf certains cas, où les surfaces en contact des membranes synaptiques tiennent si fortement l'une à l'autre qu'elles se laissent arracher du reste du cytoplasme.

(2) « Alle Mittel, welche wir angewendet haben, liessen uns den deutlichen Zusammenhang des seitlichen Ektoplasmas mit dem der Zellplatten beobachten. » Et plus loin : « Sie (die Berührungsvorrichtungen) bestehen aus zwei knapp aneinander grenzenden Ektoplasmahäutchen. »

dernières l'existence de substances lipidiques. Le noir Soudan, le Soudan III et le bleu B. Z. L. — colorants spécifiques des lipides — ont été employés pour déceler la présence de ces substances ; les réactions de CIACCIO, de SMITH-DIETRICH et de ROMIEU ont apporté des précisions sur la nature de ces substances : les deux dernières, au moins, sont considérées comme spécifiques des matières grasses du groupe des lécithines. Une forte accumulation de lipides diffus dans le cytoplasme, mais toujours polarisés contre une des membranes synaptiques, est mise en évidence pareillement par les colorants spécifiques des lipides.

On obtient très souvent, au niveau des synapses (mais, d'une manière générale, pas au niveau des lipides parasynaptiques), la réaction de FEULGEN-VERNE. Cette réaction montre, cependant, une très grande inconstance ; ainsi, les synapses des cellules centrales jeunes de *Polysiphonia elongata* donnent une réaction de FEULGEN-VERNE positive (Pl. I, fig. H) ; mais, sur la même coupe, les synapses des cellules centrales plus vieilles ont donné un résultat négatif ; chez *Ceramium*, la réaction de FEULGEN-VERNE donne, au même niveau, tantôt un résultat négatif, tantôt un résultat positif. Chez *Halopitys*, un résultat négatif est enregistré au niveau de synapses jeunes. On sait que VERNE a montré que le comportement variable des lipides, vis-à-vis de cette réaction, correspond à l'existence de *divers états histochimiques* de ces derniers dont les transformations ont pu être suivies expérimentalement par l'auteur. Des processus d'oxydation sont décelés, en effet, au niveau des lipides synaptiques par la réaction de Nadi, et, d'après VERNE, la réaction de FEULGEN-VERNE décele l'apparition des produits de cette oxydation. Nous nous trouvons donc ici en face de corps gras en continue transformation, et, suivant les diverses phases de ces transformations, nous avons des catégories de réactions positives ou négatives au niveau des synapses, ainsi que des lipides diffus dans le cytoplasme. Nous allons citer quelques exemples de ces faits que nous avons pu constater au cours de nos recherches histochimiques sur les synapses de quelques espèces de Floridées.

1° Le noir Soudan colore généralement aussi bien les membranes synaptiques que les lipides parasynaptiques ; il arrive cependant que ce colorant se fixe seulement sur les lipides parasynaptiques et ne colore pas ou colore très peu les membranes synaptiques.

2° Les synapses latéraux des cellules centrales, et les synapses reliant les péricentrales chez *Halopitys* ne fixent les colorants spécifiques des lipides qu'au pourtour de l'orifice dans lequel ils sont enchâssés ; ces mêmes synapses nous ont donné la réaction de SMITH-DIETRICH.

3° La réaction de SMITH-DIETRICH, chez *Halopitys*, est strictement

limitée aux membranes synaptiques ; par contre, chez *Furcellaria*, le synapse ainsi qu'une partie au moins des lipides parasynaptiques sont colorés.

4° L'imprégnation à l'osmium donne des images d'une netteté admirable au niveau des larges synapses comme au niveau des synapses latéraux de cellules centrales chez *Halopitys* ; cette même méthode s'est montrée sans efficacité pour le synapse des cellules centrales de *Furcellaria*. Cette méthode, il est vrai, n'a aucune valeur histochimique ; mais il est évident que les causes déterminant les résultats positifs ou négatifs sont en relation avec la nature chimique du substratum.

Le problème très important de la constitution chimique des lipides que nous avons pu mettre en évidence au niveau des synapses est très loin d'être résolu et sa solution définitive exige de nouvelles recherches expérimentales, méthodiques et minutieuses en même temps qu'étendues à un nombre beaucoup plus grand d'espèces. La présence de matières lipidiques au niveau de ces dispositifs ainsi que les transformations importantes et actives qui y ont lieu continuellement, permettent déjà d'entrevoir leur véritable signification.

Les lipides synaptiques et parasynaptiques peuvent être complètement ou à peu près complètement enlevés par les différents solvants de ces substances. Ainsi nettoyés, les synapses continuent cependant à se présenter sous le même aspect : les deux membranes synaptiques intactes persistent. De même, sur le matériel fixé avec des mélanges ne conservant pas les lipides, tel le liquide de Bouin, les membranes synaptiques se colorent aussi intensément avec l'hématoxyline. Ceci montre, évidemment, que les membranes synaptiques ne sont pas exclusivement composées de lipides, mais que ces lipides sont associés à un substratum qui est certainement une substance de nature protidique ; leur comportement vis-à-vis des liquides fixateurs contenant du formol l'indique nettement ; elles semblent en effet coagulées, durcies et rendues cassantes par l'action de ces fixateurs.

La résorption des synapses.

Au niveau de cellules dont l'ensemble constitue l'appareil sporogène des Algues rouges, et au cours du développement de ce dernier, on assiste au phénomène très curieux de l'élargissement énorme des plasmodesmes reliant ces cellules entre elles. Ce phénomène est particulièrement facile à suivre chez les Algues du groupe des Cérarniacées. On voit des plasmodesmes qui, à l'origine, ne dépassent pas comme dimensions ceux reliant les cellules végétatives banales, devenir de cinquante à cent fois plus larges. Le comportement des membranes

synaptiques est extrêmement intéressant à suivre dans ce cas particulier de transformation de plasmodesmes. Il arrive que les membranes synaptiques suivent l'accroissement du diamètre total du plasmodesme, et c'est le cas des synapses reliant les cellules du gonimoblaste et du placenta, cas décrit par MANGENOT chez quelques Floridées et suivi par nous, plus spécialement chez *Halopitys* et *Delesseria* (fig. G. H. J., Pl. V). On constate ici que la membrane synaptique croît en étendue comme en épaisseur, étant toujours présente, même dans le plasmodesme devenu énorme, là où les auteurs croyaient voir une fusion complète entre les protoplastes des cellules voisines. Ce n'est que dans la toute dernière phase du développement du cystocarpe, quand ce dernier parvient à la maturité, que l'on a observé certains signes de résorption au niveau au moins d'une des membranes du couple sidérophile ; cette membrane s'amincit, quitte son point d'attache sur la membrane cellulaire.

D'autres fois, au contraire le couple sidérophile du synapse ne suit que très peu l'élargissement de l'orifice dans lequel il se trouve enchâssé ; dans ce cas, il est détaché du pourtour de cet orifice et on le trouve noyé dans le cytoplasme fusionné des deux cellules où il est finalement résorbé (cellules pariétales profondes du cystocarpe et vieilles cellules gonimoblastiques fusionnées avec le placenta central chez *Halopitys*).

Enfin, dans le cystocarpe, au début de son développement, caractérisé par un énorme élargissement des plasmodesmes entre les éléments le composant et qui sont encore les éléments du procarpe, on surprend, au niveau de ces plasmodesmes en voie d'élargissement, des synapses en train d'être résorbés ; sur des préparations fixées et colorées, des grains sidérophiles sont mis en évidence au niveau de l'ouverture élargie du plasmodesme, à l'endroit occupé auparavant par les membranes synaptiques (Pl. 7, fig. E).

SYNAPSES ET PLASMALEMME

Le point de départ du rapprochement que nous estimons pouvoir établir entre les membranes synaptiques et la pellicule ectoplasmique, appelée aujourd'hui *plasmalemm*e (PLOWE, 1931), existe dans un mémoire de MANGENOT (1928) ; cet auteur, résumant brièvement les données acquises à cette date, remarquait qu'elles n'étaient « guère en faveur de l'existence d'une membrane autour du protoplasma » ; LAPICQUE venait, d'ailleurs, de combattre avec fougue cette notion : « il n'y a aucune membrane entourant le protoplasme, ni non plus, suivant une autre théorie de de VRIES, entourant la vacuole dans le protoplasma ». MANGENOT s'efforce, en rappelant ses travaux sur les

synapses des Floridées et des Angiospermes (tubes criblés, cellules conductrices des stimuli chez les Sensitives), et aussi son hypothèse sur la nature synaptique des nodules de Bizzozzero de l'épithélium malpighien, de montrer ce que ce scepticisme peut avoir d'excèsif : « une membrane morphologiquement et chimiquement différenciée, parfaitement accessible à l'étude cytologique, existe, à la périphérie

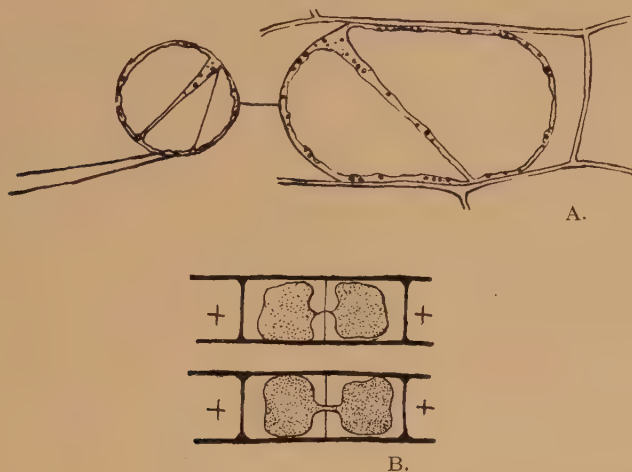


FIG. 27. — Plasmodesmes et plasmalemme.

A. Une expérience de PLOWE : deux protoplastes d'*Allium Cepa*, séparés par plasmolyse, sont mis en contact, puis écartés de nouveau ; entre eux subsiste un très fin lien constitué par la plasmalemme.

B. Une expérience de WEBER : deux cellules de *Spirogyres* en voie de cloisonnement plasmolysées par une solution d'urée ; ces images montrent clairement le mode de formation du plasmodesme, réduit, lorsqu'il est définitivement constitué, à un tractus extrêmement fin, semblable au tractus de plasmalemme figuré en A.

du protoplasma, dans de nombreux organes de Végétaux ou d'Animaux » ; telle est la principale conclusion de son Mémoire.

Depuis lors, des données nouvelles ont été acquises ; elles tendent, en général, à confirmer l'existence d'une pellicule à la surface du protoplasma.

Ainsi, PLOWE a mis en évidence cette membrane par d'élégantes expériences de micromanipulation sur les cellules du bulbe d'*Allium Cepa* ; une de ces expériences nous intéresse particulièrement : l'auteur ayant réussi, par plasmolyse, et suivant le processus bien connu, à fragmenter un protoplasme, met en contact les deux fragments qui, d'ailleurs, comme KÜSTER l'avait précédemment montré, refusent de se confondre ; PLOWE les écarte alors l'un de l'autre : entre eux subsiste un tractus filiforme (fig. 27, A) de plasmalemme que l'auteur com-

pare à un plasmodesme ; comme un plasmodesme, en effet, ce tractus réunit deux protoplastes distincts.

Dans un mémoire sur la plasmolyse des cellules de *Spirogyres* par des solutions d'urée, WEBER décrit des images qui nous intéressent également : en plasmolysant des cellules en voie de division et presque complètement cloisonnées, l'auteur met en évidence l'existence, entre les deux cellules-sœurs, d'un plasmodesme extrêmement fin, offrant exactement l'aspect du plasmodesme artificiel de PLOWE (fig. 27, B).

On sait, d'autre part, que de très nombreuses recherches tendent à faire penser que la plasmalemmes est de nature lipidique. Les travaux d'HANSTEEN-CRANNER, de GRAFE et de leurs collaborateurs, d'après lesquels des phosphatides seraient accumulés à la surface des cellules, nous intéresseraient particulièrement, s'ils n'avaient été soumis, de la part de divers auteurs, surtout de STEWARD, à une critique sévère et paraissant au moins en partie justifiée. Mais, même sans tenir compte de cette œuvre discutée, la notion de la nature lipidique de la plasmalemmes est très généralement prise en considération par les auteurs modernes (Cf. GELLHORN et RÉGNIER, p. 769 à 778).

Or nous avons précisément démontré que les membranes synaptiques des *Floridées* sont, en grande partie, constituées de lipides, et nous avons pu, par surcroît, reconnaître que ces membranes se continuent en s'amincissant peu à peu au pourtour du plasmodesme et à la surface du protoplaste. La membrane synaptique lipidique nous apparaît ainsi comme un épaississement localisé de la plasmalemmes. Il est généralement admis (MASSEE, KYLIN) que le cloisonnement des cellules, chez les *Floridées*, a lieu par formation d'un diaphragme cellulo-pectique à la face interne de la cellule-mère ; ce diaphragme se ferme peu à peu jusqu'à devenir très étroit, séparant ainsi les deux cellules-filles qui restent toutefois en communication par le petit orifice central qui subsiste (1).

Le plasmodesme très ténu des *Spirogyres* tel que le révèlent les observations de WEBER, présente exactement la même origine : c'est un tractus extrêmement ténu subsistant dans un orifice central de la cloison transversale formée par la croissance centripète d'une ébauche en diaphragme (Cf. CONARD, 1939). Nous avons déjà signalé la ressemblance entre ce très fin plasmodesme des *Spirogyres* et le plasmodesme artificiel, formé par un tractus de plasmalemmes, observé par PLOWE au cours de ses expériences de microdissection. Les plasmodesmes des *Floridées* sont, en général, beaucoup plus larges que ces tractus ;

(1) Ceci n'exclut pas que soient réalisés, chez les *Floridées*, des plasmodesmes secondaires par perforation tardive de la paroi ; nous avons au contraire la certitude qu'un tel processus peut avoir lieu dans certaines conditions ; mais nous n'avons pas eu l'occasion de l'étudier en détail.

mais leur constitution lipidique et leurs rapports évidents avec la plasmalemmе doivent être pris en considération. La comparaison de ces notions diverses nous paraît intéressante ; elle précise, beaucoup mieux qu'il n'avait été possible de le faire jusqu'à présent, les ressemblances d'ordre chimique et topographique entre les membranes synaptiques et la plasmalemmе ; elle suggère que cette pellicule peut offrir, au niveau des voies de transit intercellulaires, un épaississement marqué. Il ne nous paraît plus possible que les faits de cet ordre soient négligés par les physiologistes étudiant les problèmes de la perméabilité et les mécanismes de translocation.

Les noyaux.

LE NOYAU SOMATIQUE DE TYPE COURANT

Les dimensions des noyaux. — Les noyaux somatiques de type courant présentent, dans le groupe des Algues rouges, une taille réduite qui peut varier, suivant l'espèce considérée, entre $1\frac{1}{2}$ et $4\ \mu$. Leur taille peut cependant varier dans les divers tissus d'une seule et même espèce ; c'est ainsi qu'ils sont beaucoup plus petits dans les cellules corticales à la surface du thalle que dans les cellules situées plus profondément. De même, une différence appréciable existe, en général, entre le volume des noyaux des cellules jeunes, destinés à subir encore plusieurs divisions, et celui des noyaux définitivement entrés dans l'état de repos (1).

La forme des noyaux végétatifs de type banal peut aussi présenter des variations notables : plus ou moins régulièrement sphériques dans les cellules jeunes, aux environs des zones de croissance du thalle et de multiplication active des cellules, la forme des noyaux peut subir des changements variés dans les cellules âgées où les noyaux présentent le plus souvent des formes ovales, triangulaires ou fusiformes, plus ou moins allongées.

KYLIN, dans son ouvrage sur l'anatomie des Rhodophycées (1937), s'exprime, en ce qui concerne les noyaux végétatifs de type banal, de la manière suivante : « Bei den *Bangiaceen* und den *Nemalionaceen* sind die Kerne etwas kleiner ($1,5-3\ \mu$) als bei den *Delesseriaceen* und den *Rhodomelaceen* ($3-4\ \mu$) ». Ceci permet de supposer qu'une masse

(1) Nous ne mentionnons ici que les variations de taille corrélatives avec la différenciation des cellules. Dans un autre ordre d'idées, SVEDELIUS (1911) signale que, chez *Delesseria sanguinea*, les noyaux diploïdes des plantes portant des tétrasporanges seraient plus volumineux que les noyaux haploïdes des plantes cystocarpifères ; nous n'avons pas vérifié cette particularité, que d'ailleurs KYLIN conteste pour *Rhodomela virgata*.

de substance nucléaire plus considérable caractérise les représentants des séries renfermant des Algues plus élevées en organisation et supérieures du point de vue systématique, par comparaison avec les représentants des groupements systématiques inférieurs.

Si nous essayons de dégager de l'ensemble de nos observations sur la cytologie des Algues rouges les données concernant les variations de volume des noyaux, chez des espèces faisant partie des groupements systématiques différents et plus ou moins éloignés, nous obtenons le tableau suivant :

Nemalionales : *Asparagopsis armata*, 1,5-2 μ .

Cryptonémiales : *Epilithon* sp., 1-1,5 μ .

Gigartinales : *Furcellaria fastigiata*, 3 μ .

Plocamium coccineum, 2-2,5 μ .

Sphaerococcus coronopifolius, 1,5-2 μ .

Gracilaria compressa, 3 μ .

Gracilaria confervoides, 1,5-2 μ .

Rhodyméniales : *Lomentaria articulata*, 1-2 μ .

Céramiales : *Ceramium rubrum*, 2-3,5 μ .

Delesseria sanguinea, 3-3,5 μ .

Laurencia sp., 2-3-4 μ .

Halopitys pinastroides, 3-4 μ .

Quoique très incomplet, ce tableau confirme le texte, cité plus haut, de KYLIN. Il est évident cependant que cette confirmation ressort exclusivement d'une comparaison entre les dimensions nucléaires dans les groupes considérés comme le plus primitif, d'une part (Némationales) et le plus élevé, d'autre part (Céramiales) de toute la série des Floridées. Si l'on examine plus en détail le tableau ci-dessus, on remarque d'abord que deux espèces d'un même genre (*Gracilaria compressa* et *Gr. confervoides*) peuvent présenter des noyaux de dimensions très différentes. Les espèces appartenant aux Ordres intermédiaires (Cryptonémiales, Gigartinales, Rhodyméniales) offrent, les unes de très petits noyaux (*Lomentaria*), d'autres, considérées cependant comme primitives (*Furcellaria*), des noyaux relativement bien plus volumineux.

Un autre problème, peut-être connexe, est également posé par KYLIN. En effet, dans l'ouvrage cité plus haut, cet auteur, résumant les données acquises sur le noyau des Rhodophycées (l. c., p. 7), écrit : « Das Chromatingerüst ist bei den höheren Florideen gut entwickelt ; eine Menge Chromatinkörnchen ist vorhanden. Bei den Bangiaceen und den niedrigeren Florideen sind die Chromatinkörnchen und das Kerngerüst sehr schlecht entwickelt... »

NEUENSTEIN, dans un ouvrage antérieur à celui de KYLIN, donne un aperçu sur l'ensemble des caractères du noyau des Algues rouges, d'après les données existantes à cette époque (1915) : les espèces de *Polysiphonia* et *Delesseria* seules montrent des noyaux ayant un réseau distinct et portant des grains de chromatine. Chez d'autres Floridées le réseau semble réduit ou même manque tout à fait.

La densité en chromatine des noyaux. — De l'ensemble de nos observations, que l'emploi de la réaction de FEULGEN rend particulièrement précises, nous pouvons tirer un certain nombre de faits en ce qui concerne la structure et la densité en chromatine des noyaux somatiques de type banal des Algues rouges.

Les noyaux d'*Asparagopsis armata* montrent, par comparaison avec les noyaux des autres espèces de Floridées étudiées, une pauvreté frappante en substance chromatique. Cette pauvreté ressort, d'une manière particulièrement nette, dans les noyaux de la cellule centrale, où le volume de ces noyaux, énorme par rapport à celui des noyaux somatiques de type banal, facilite beaucoup l'observation. En passant ensuite aux représentants inférieurs des *Gigartinales*, tels que *Furcellaria fastigiata* et *Plocamium coccineum*, par un représentant des *Cryptonémiales* — *Epilithon* sp., — nous trouvons des noyaux riches en chromatine sous forme de granules distincts colorables par le réactif de Schiff. La richesse en substance chromatique devient incontestablement plus accusée chez *Ceramium rubrum*, chez les espèces de *Polysiphonia* et *Laurencia* ; non seulement le volume du noyau devient ici plus élevé, mais les granules de chromatine semblent eux aussi plus volumineux et relativement plus nombreux.

Il existe donc une variation en ce qui concerne la teneur en substance chromatique dans les noyaux des Floridées selon les espèces considérées ; d'autre part, il semble certain que les espèces supérieures du point de vue systématique ont des noyaux plus riches en chromatine que les espèces inférieures. Des faits du même ordre ont d'ailleurs été mis en évidence par M^{lle} DELAY (1940) pour les noyaux des Légumineuses. Il est cependant extrêmement difficile de saisir la différence en ce qui concerne la teneur en chromatine de noyaux de taille aussi réduite que ceux des Floridées. Le seul moyen de rendre la comparaison plus facile et plus sûre consisterait à s'adresser à des noyaux aux dimensions plus élevées des cellules dans la zone de croissance ou à ceux des éléments conducteurs spécialisés, ces derniers étant choisis toujours dans des cellules jeunes où le noyau conserve encore sa structure normale.

La structure des noyaux. — En ce qui concerne la structure des noyaux, l'existence d'un réseau chromatique a pu être constatée par nous chez les représentants des groupements systématiques les plus

divers. L'existence de ce réseau peut donc être admise comme générale. Il est cependant plus ou moins discernable suivant les espèces. Il faut rechercher ici les tissus dans lesquels les noyaux subissent une hypertrophie plus ou moins accusée ; la structure réticulaire à peine perceptible dans les noyaux somatiques de type ordinaire ou même tout à fait insaisissable dans ces derniers, devient, en règle générale, très accusée dans les noyaux des jeunes procarpes ou des jeunes cellules gonimoblastiques (*Laurencia*, *Halopitys*, *Ceramium*) et, dans certains cas, dans les noyaux trophiques hypertrophiés même vieux (*Plocamium coccineum*). Les observations faites sur ces noyaux, qui se prêtent mieux à l'étude de leur charpente chromatique semblent confirmer l'opinion de KYLIN et de NEUENSTEIN en tant que ces auteurs admettent l'existence de grandes variations en ce qui concerne l'existence d'un réseau chromatique plus ou moins parfait suivant les espèces ; que ce développement plus ou moins complet soit aussi en relation avec la position systématique des espèces considérées, il est plus difficile de l'affirmer. Notons, par exemple, que les jeunes noyaux des cellules axiales chez *Asparagopsis armata* montrent un beau réseau chromatique ; que, d'autre part, les noyaux de *Plocamium coccineum* montrent un réseau chromatique superbe tandis que ceux de *Halopitys pinastroides* ne laissent apercevoir qu'exceptionnellement et très rarement un réseau assez difficilement discernable.

Comme tous les auteurs ayant étudié les noyaux des Floridées l'ont déjà fait remarquer, les noyaux de ces Végétaux possèdent un nucléole de grande dimension par rapport à la taille réduite de ces noyaux. Au cours de modifications que les noyaux subissent, soit dans les cellules axiales, soit dans les tissus trophiques de l'appareil sporogène, le nucléole semble se présenter avec des dimensions et un nombre variant suivant l'espèce considérée. Aucune des Algues rouges étudiées par nous ne présente un aussi grand nombre de nucléoles qu'*Asparagopsis armata*, dans les noyaux hypertrophiés de ses cellules axiales (1) ; chez *Plocamium coccineum*, les dimensions du nucléole sont tout à fait frappantes dans les noyaux des cellules trophiques (2).

Sur des préparations soumises à la réaction nucléale de FEULGEN, les nucléoles des noyaux dans les jeunes carpospores ainsi que les nucléoles de la plupart des noyaux trophiques apparaissent colorés en rose pâle ou en rouge plus ou moins intense.

Cet aperçu rapide sur la structure et les caractères du noyau somatique de type courant des Floridées est forcément incomplet car notre

(1) SCHILLER (1911) décrit, d'une manière minutieuse, les nucléoles dans les noyaux des cellules d'*Antithamnion cruciatum* et d'*Antithamnion plumula*. Il arrive à établir une relation étroite entre les dimensions, le nombre et les caractères des nucléoles et le métabolisme de la cellule correspondante.

(2) De même dans les carpospores de la même plante.

attention a été concentrée sur d'autres sujets d'étude. Il peut cependant être utile car il permet, nous semble-t-il, d'entrevoir le grand intérêt et l'importance que pourraient avoir des recherches cytologiques approfondies dans la solution des problèmes posés par l'étude systématique (phylogénétique) de ces Algues (1).

LES NOYAUX DES CELLULES AXIALES

Les noyaux des cellules axiales ou centrales des Rhodophycées présentent certains caractères particuliers. Ces cellules ont, en général, un noyau unique, même dans les espèces à cellules polynucléées — fait observé déjà par SCHMITZ (1880) et KYLIN (1937). — Cependant nous avons pu constater dans les cellules axiales de *Polysiphonia elongata* l'existence d'un assez grand nombre de noyaux ; dans un cas comme dans l'autre, les noyaux des cellules axiales sont toujours plus ou moins hypertrophiés.

Dans certaines espèces, le diamètre des noyaux des cellules centrales est à peine deux à trois fois plus grand que celui des noyaux somatiques de type courant ; par exemple dans les nombreux hyphes axiaux de *Furcellaria fastigiata* et les cellules de la file axiale unique chez *Halopitys pinastroides*. Dans d'autres espèces, ces noyaux peuvent devenir « gigantesques » (« Riesenkerne » de KYLIN) comme celui des cellules axiales de *Ceramium rubrum* ($38 \times 10 \mu$) et d'*Asparagopsis armata*, qui, d'après M. et M^{me} FELDMANN, peut atteindre 36μ de long et 28μ de large. KYLIN (1937) signale pour les cellules axiales de *Plocamium coccineum* des noyaux pouvant atteindre 30 à 35μ . SCHILLER (1911) donne une description détaillée de la structure et de l'évolution des noyaux de l'axe principal chez *Antithamnion cruciatum* qu'il trouve beaucoup plus volumineux que les noyaux des autres cellules ; les noyaux de l'axe principal de *Antithamnion plumula* présentent, d'après le même auteur, des tailles « gigantesques ». Cet accroissement du volume total de la masse nucléaire d'une cellule axiale, accroissement qui se produit soit par une hypertrophie plus ou moins accusée d'un noyau unique, soit, d'abord, par la multiplication d'un noyau à l'origine unique, puis par l'hypertrophie des noyaux multipliés, n'est nullement en relation avec l'accroissement de la masse cytoplasmique de ces cellules ; bien au contraire, cet accroissement de volume des noyaux semble, le plus souvent, hors de toute proportion avec l'accroissement de volume de la cellule centrale qui les contient.

(1) NEUENSTEIN a essayé une étude comparative de la structure des noyaux des Floridées, dans un but systématique.

L'hypertrophie des noyaux des cellules axiales des Floridées est toujours accompagnée d'une altération plus ou moins accusée de la structure de ces noyaux, altération qui, dans le cas particulier de *Ceramium rubrum* peut devenir une profonde dégénérescence. Cette altération dans la structure, plus ou moins accusée selon les espèces, va de pair avec une ACCUMULATION PLUS OU MOINS FORTE DE LA SUBSTANCE CHROMATIQUE DANS LE NOYAU HYPERTROPHIÉ. Dans le cas de *Ceramium rubrum*, cité plus haut, le noyau, devenu énorme, apparaît en effet comme bourré de chromatine. D'autre part les noyaux fortement hypertrophiés des cellules de l'axe principal d'*Antithamnion plumula* apparaissent, d'après SCHILLER, bourrés « de nucléoles déformés de manières très diverses (1) ».

Une multiplication active des nucléoles, donc un *accroissement de la substance nucléolaire*, est réalisée dans les noyaux hypertrophiés des cellules axiales d'*Asparagopsis armata*. Des recherches plus étendues effectuées sur un plus grand nombre d'espèces montreront jusqu'à quel point ces faits peuvent être généralisés chez les Floridées.

Les cellules axiales de ces Algues sont des éléments servant de voies de translocation ; dans certaines espèces comme *Ceramium* et *Antithamnion* où l'axe est constitué d'une seule série de grosses cellules, elles jouent en même temps un rôle d'accumulation. L'hypertrophie subie par leurs noyaux ainsi que l'accroissement, à l'intérieur de ces noyaux hypertrophiés, de la quantité totale de la chromatine ou de la substance nucléolaire, semble être en rapport avec la richesse en métabolites des cellules centrales.

Une analyse des observations recueillies nous fournit une première preuve en faveur de cette supposition. Comme on l'a déjà remarqué, les caractères particuliers aux noyaux des cellules centrales et décrits plus haut, ne sont pas exprimés avec une même intensité pour toutes

(1) « Vollgestopft mit mannigfachgeformten Nucleolen. » SCHILLER étudie les noyaux au moyen d'une simple coloration à l'hématoxyline, après fixation ; la description minutieuse donnée par l'auteur de l'hypertrophie, de la déformation et de l'altération de structure subies par les noyaux des cellules de l'axe principal d'*Antithamnion plumula* rappelle, de plusieurs points de vue, les altérations subies par les cellules axiales de *Ceramium*, notamment l'accroissement de la substance « chromatique » et la déformation. Nous pensons que, dans ce cas particulier, plus que dans l'étude d'un noyau normal, une simple coloration à l'hématoxyline est insuffisante pour permettre une conclusion sur la nature de la substance « chromatique ». L'expérience nous a montré que la chromatine n'est pas toujours colorable en totalité par l'hématoxyline ; ainsi les noyaux de certaines cellules trophiques de l'appareil sporogène chez les Floridées, quoique extrêmement riches en chromatine, apparaissent, après coloration à l'hématoxyline, extrêmement peu teintés. Au contraire, l'hématoxyline colore très régulièrement et plus ou moins intensément les nucléoles. Il est plus que probable qu'une étude de ces mêmes objets à l'aide de la réaction de FEULGEN, découvrirait une forte accumulation de chromatine dans les noyaux déformés et hypertrophiés que SCHILLER compare aux noyaux d'aspect dégénéré des cellules de galles et des cellules glandulaires.

les espèces citées : l'hypertrophie, en même temps que l'enrichissement parallèle en chromatine est plus intense dans certains types, moins intense dans d'autres ; notamment, nous trouvons les noyaux ayant subi les plus profondes modifications du point de vue forme, structure et teneur en chromatine ou en substance nucléolaire, dans deux genres (*Antithamnion*, *Ceramium*) (p. 44) dont l'axe du thalle se trouve formé par une seule série de grosses cellules : une conséquence directe de cette structure est que ces cellules axiales sont destinées à recevoir et à accumuler toute la masse des produits assimilés par les rameaux courts du thalle. Au contraire, dans les espèces au thalle plus ou moins massif (*Furcellaria*, p. 38 ; *Halopitys*, p. 56) l'apparition d'un tissu de réserve au voisinage immédiat des cellules axiales — essentiellement conductrices — est manifeste. Ces derniers éléments reçoivent donc à la fois une quantité moindre de produits d'assimilation que dans le premier cas et se trouvent déchargés de la fonction d'accumuler et de condenser ces produits sous une forme ou une autre.

SCHILLER, de son côté, rapporte, à côté d'observations d'un très grand intérêt, des faits expérimentaux démontrant d'une manière indubitable les relations étroites et directes qui existent entre l'accumulation par les cellules des produits d'assimilation et l'hypertrophie en même temps qu'un enrichissement des noyaux de ces cellules en substances « chromatiques », c'est-à-dire fortement colorables par l'hématoxyline.

En ce qui concerne l'apparition de nombreux nucléoles dans les mêmes conditions qui provoquent l'apparition d'une grande quantité de chromatine dans les noyaux, un assez grand nombre de travaux ont signalé ces organites comme capables d'emmagasiner des produits empruntés par le noyau au cytoplasme et ayant subi une élaboration en son intérieur.

LES NOYAUX DES CYSTOCARPES

Parmi les ouvrages existant sur les noyaux des Algues rouges, un certain nombre traite de la mitose des noyaux somatiques, tandis que le reste représente des recherches sur les caractères de la mitose réductionnelle et ont pour but d'élucider le cycle évolutif de ces Végétaux. Ces dernières recherches ne concernent, par conséquent, que l'évolution des noyaux de la lignée génératrice.

Il existe cependant, chez les Floridées, dès le début du développement du cystocarpe, et dans le voisinage plus ou moins immédiat du zygote, des cellules à rôle purement trophique ; de même, un véritable tissu trophique peut prendre naissance dans les phases ultérieures de développement de l'appareil sporogène, dans les espèces où ce dernier atteint un degré supérieur de différenciation.

Les auteurs qui ont étudié la structure et le développement de

l'appareil sporogène des Algues rouges ont, en général, accordé peu d'attention aux caractères très particuliers des éléments trophiques de cet appareil ; ils notent tout au plus les dimensions exceptionnelles de leurs noyaux (OLTMANN, KYLIN).

HASSENKAMP (1902), qui étudie le développement de l'appareil sporogène de *Chylocladia kaliformis*, s'arrête aussi aux caractères cytologiques des éléments composant le cystocarpe de cette Algue. Il observe notamment l'accroissement de la densité de la chromatine des noyaux du syncytium, qui a lieu en même temps que l'accroissement du volume de ces noyaux ; il constate ensuite la « dissolution » des noyaux hypertrophiés et riches en chromatine, qui s'effectue au fur et à mesure du développement des carpospores, car, remarque HASENKAMP, plus les carpospores approchent de leur maturité, plus les noyaux du syncytium diminuent en nombre et en dimension.

MANGENOT (1924), au cours de son ouvrage sur les larges plasmodesmes reliant les éléments constitutifs du cystocarpe, est frappé par l'aspect cytologique de l'appareil placentaire de quelques Floridées étudiées par lui ; le syncytium ainsi que les autres éléments du placenta représentent, selon cet auteur, « le siège d'une prolifération parfois luxuriante des noyaux », dont il observe ensuite la dégénérescence par caryolyse.

Il n'existe, par contre, aucun ouvrage sur l'évolution des noyaux dans l'ensemble des éléments constituant l'appareil sporogène des Floridées ; cet appareil est pourtant, comme MANGENOT l'a très bien mis en évidence, le siège de phénomènes physiologiques extraordinairement curieux et intéressants en eux-mêmes, en même temps que très importants dans la biologie de ces Algues.

Noyaux trophiques.

Les noyaux des éléments trophiques ne diffèrent pas sensiblement des noyaux somatiques du type courant avant que la fécondation soit opérée : leurs dimensions sont légèrement plus élevées que celles de ces derniers, leur substance chromatique un peu plus abondante. Mais, comme THURET et BORNET l'ont déjà remarqué, la fécondation a un retentissement immédiat et puissant sur les éléments se trouvant dans la proximité de la cellule-œuf, c'est-à-dire les éléments qui deviennent le tissu trophique de l'appareil sporogène. Si le contenu d'un certain nombre de ces éléments est déjà plus dense que celui des cellules banales, même avant la fécondation, cette dernière déclenche une croissance rapide et un afflux des matériaux nourriciers non seulement dans ces éléments, mais aussi dans un grand nombre de cellules environnantes : ces dernières augmentent aussi très rapidement de volume ; leur cytoplasme se charge de métabolites qu'elles accumulent

en quantité considérable. Le cytoplasme de ces éléments absorbe et retient, en effet, fortement, les substances colorantes, comme l'hématoxyline, donne une réaction positive, diffuse, avec le réactif de Millon-Denigès, et retient assez fortement et diffusément le noir Soudan. Parallèlement et simultanément à cette accumulation de métabolites, les noyaux des cellules trophiques acquièrent des dimensions énormes par rapport aux dimensions des noyaux de type courant et par rapport aux dimensions des cellules qui les contiennent. L'accroissement de la masse nucléaire a lieu en même temps, par une multiplication des noyaux existants. La réaction de FEULGEN met en évidence un *enrichissement progressif des noyaux hypertrophiés* des cellules trophiques en *substance chromatique*.

Parmi les espèces étudiées par nous, les phénomènes décrits plus haut se présentent avec le maximum d'intensité chez *Laurencia obtusa* et *L. pinnatifida*; ensuite, chez les espèces de *Polysiphonia*, *Halopitys pinastroides*, *Delesseria sanguinea*, *Ceramium rubrum*; enfin chez *Lomentaria articulata*. La structure des noyaux trophiques dans les espèces énumérées, tout à fait normale au début, sauf une assez légère hypertrophie (pl. III, fig. C et D), s'altère rapidement et profondément en même temps que leurs dimensions augmentent encore. Tout d'abord, les grains de chromatine commencent à devenir de plus en plus diffus (pl. III, fig. C et pl. II, fig. C); la densité en substance chromatique s'accroît rapidement de sorte que cette substance qui, au début, occupait la périphérie du noyau, se trouve maintenant dans toute la masse de ce dernier. Bientôt le noyau se présente comme un corpuscule dense, souvent de forme irrégulière, entièrement constitué de chromatine diffuse: il est à l'état de *pycnose*. La teinte conférée par le réactif de Schiff à cette chromatine pycnotique, diffère, par un éclat plus rouge, de la teinte violet-pourpre propre à la chromatine des noyaux non altérés.

L'hypertrophie des noyaux appartenant aux cellules trophiques de l'appareil sporogène chez les Floridées est sans doute provoquée par les mêmes causes que nous avons vues agir sur les noyaux des cellules axiales de ces Végétaux: notamment l'accumulation d'une importante quantité de métabolites à l'intérieur du cytoplasme des cellules correspondantes. Les phénomènes d'hypertrophie et d'hyperchromaticité qui étaient déjà très accusés dans les cellules axiales de *Ceramium rubrum* et d'*Antithamnion plumula* sont poussés encore plus loin dans les cellules trophiques en question.

Les exemples de déformations hypertrophiques subies par les noyaux des cellules dans lesquels affluent des matériaux nourriciers, sont nombreux. On a signalé de telles déformations dans l'assise nourricière de sacs polliniques, dans les suçoirs micropylaires, dans des cellules glandulaires d'Animaux; on sait, d'autre part, que des altérations

comparables sont subies aussi par les noyaux des cellules sous l'influence d'un parasite. L'action du gonimoblaste vivant comme un parasite sur la plante mère, ne serait-elle pas semblable à celle des parasites en général (1) ?

Dans les cellules trophiques dont le contenu a été épuisé — le syncytium et les autres éléments du placenta ainsi que les cellules des tissus trophiques environnants ou sous-jacents au cystocarpe au moment où ce dernier atteint la maturité — des phénomènes inverses à ceux décrits jusqu'ici se produisent : le noyau perd peu à peu sa riche réserve de substance chromatique et en même temps se ratatine. Dans ce cas, les noyaux persistent, même après le complet épuisement du contenu cellulaire et le réactif de Schiff ne met plus en évidence qu'une faible quantité de substance chromatique aux teintes altérées (Pl. IV, fig. A).

Dans d'autres cas, les noyaux d'aspect pycnotique subissent une véritable fragmentation. Ce dernier processus est extrêmement évident dans les grosses cellules complètement fusionnées du placenta chez *Laurencia pinnatifida* (Pl. II, fig. A) : on observe la substance chromatique qui se détache par une sorte de clivage circulaire de la masse nucléaire, en même temps que des fragments épars de chromatine partent dans le cytoplasme environnant. Enfin, chez *Delesseria sanguinea*, ainsi que chez *Lomentaria articulata*, un autre processus de destruction du noyau des cellules trophiques peut avoir lieu (Pl. II, fig. D et Pl. IV, fig. D) : ici, la chromatine semble être comme expulsée d'emblée à la surface du noyau sous forme de gros amas arrondis ou de bandes allongées. Si, dans certains cas, ces amas et ces bandes ont un aspect compact, dans d'autres, ils semblent formés d'un réseau dense intriqué de substance chromatique (*Delesseria sanguinea*).

Les noyaux des cellules trophiques se révèlent donc comme des organites capables d'emmagasinier des substances de réserve sous la forme de substance chromatique, qu'ils peuvent ensuite céder, soit par une sorte de diffusion, soit par une fragmentation et une destruction du noyau pycnotique. La chromatine paraît se comporter ici comme une substance de réserve phosphorée comparable à la métachromatine : la constitution de l'acide zymonucléique, élément essentiel de la métachromatine (M^{lle} DELAPORTE), est extrêmement voisine de celle de l'acide thymonucléique, élément essentiel de la chromatine ; rien n'interdit, semble-t-il, et, bien au contraire, les faits signalés plus haut suggèrent d'attribuer à la chromatine accumulée dans les noyaux pycnotiques la signification d'une réserve. D'ailleurs, les travaux de

(1) Il serait intéressant de rechercher si, dans ces divers cas de déformations hypertrophiques du noyau, il existe, comme dans l'appareil placentaire des Rhodophycées, un enrichissement en chromatine pouvant aller jusqu'à la pycnose.

DUSTIN et de ses collaborateurs ainsi que ceux de JOLLY (cf. CHODKOWSKI, 1937) semblent justifier pleinement une pareille hypothèse. DUSTIN démontre que le thymus possède à un haut degré la possibilité d'accumuler les nucléoprotéides, soit par synthèse, soit par prélèvement à l'état préformé, sous forme de chromatine accumulée dans le noyau des thymocytes ; cette chromatine peut subir ensuite, dans diverses conditions physiologiques ou pathologiques, une dégénérescence pycnotique et les débris nucléaires sont alors débarrassés par les macrophages. Ainsi, parmi les facteurs qui provoquent une hypertrophie du thymus, figure, avant tout, la consommation d'aliments riches en nucléoprotéides ; l'examen histologique montre que cette hypertrophie est provoquée par une multiplication de cellules : à la suite de la division des thymoblastes prennent naissance de nombreux thymocytes de la couche corticale. Leurs noyaux peuvent ensuite, sous l'action de facteurs divers (inanition, cachexie, processus purulents), subir la dégénérescence pycnotique, puis être enlevés par les macrophages (théorie nucléo-régulatrice de DUSTIN et JOLLY).

Si les phénomènes cytologiques caractérisant les noyaux des éléments trophiques du cystocarpe sont, comme nous l'avons fait remarquer, très accusés dans certaines espèces comme celles de *Laurencia*, *Polyisiphonia*, *Halopitys*, ils le sont beaucoup moins dans certaines autres comme *Plocamium coccineum* et les deux espèces de *Gracilaria* étudiées (*Gr. compressa* et *Gr. confervoides*). On constate, chez ces trois espèces, une hypertrophie et une hyperchromaticité des noyaux dans les cellules trophiques ; jamais, cependant, nous n'avons constaté de noyaux pycnotiques. Chez *Plocamium coccineum*, les noyaux hypertrophiés atteignent de très grandes dimensions ; cependant, la substance chromatique y persiste sous forme d'un réseau fin et très dense, d'une épaisseur considérable. Chez *Gracilaria compressa* et *Gr. confervoides*, les noyaux peu hypertrophiés montrent une chromatine, en partie diffuse, en partie sous forme de gros grains et de grumeaux.

Seules des recherches plus étendues peuvent élucider les causes d'un comportement variant d'une espèce à l'autre. Il est possible que ces causes, comme d'ailleurs nous avons pu l'entrevoir, soient différentes d'après les divers cas considérés.

Noyaux de la lignée générative.

HASSENKAMP indique un moyen sûr pour distinguer les noyaux sporogènes de la lignée génératrice à l'intérieur de la cellule auxiliaire des cystocarpes jeunes chez deux Algues étudiées par lui : *Thuretella Schousboei* (Thur.) Schmitz et *Chylocladia kaliformis* Grev. Les noyaux de la cellule auxiliaire présentent, d'après cet auteur, un nucléole distinct qui manque tout à fait dans les noyaux sporogènes. La simple

coloration à l'hématoxyline ne permet pas en effet d'apercevoir d'autres différences de structure entre les noyaux appartenant à la lignée génératrice et les noyaux appartenant aux cellules trophiques du cystocarpe.

Nous savons aujourd'hui que seule la réaction nucléale de FEULGEN peut révéler la totalité de la substance chromatique contenue dans un noyau donné et que, par conséquent, seule cette réaction permet une connaissance exacte de sa structure.

L'emploi de cette réaction, comme moyen de recherches sur les noyaux de l'ensemble des éléments qui composent l'appareil sporogène nous a permis, en effet, de mettre en évidence des différences profondes en ce qui concerne la structure des noyaux de la lignée génératrice d'une part, et d'autre part, ceux des éléments nourriciers dans l'appareil sporogène de quelques Floridées examinées ; elle nous a permis, de même, de suivre les changements subis par les noyaux au cours de l'évolution de cet appareil.

Le noyau sexuel femelle du carpogone, dans les cas, malheureusement rares, où nous avons pu l'observer (*Laurencia obtusa* et *Halopitys pinastroides*), s'est montré d'une remarquable achromaticité : de dimensions plus élevées que le noyau de type courant (5 μ environ chez *Halopitys pinastroides*), il apparaît à peine dessiné par des grains de chromatine faiblement colorés grâce auxquels son contour peut être décelé sur le fond du cytoplasme. Ce même noyau, observé après fécondation et à l'intérieur de la cellule auxiliaire (*Laurencia*, Pl. III, fig. D, c. aux.), montre déjà une chromatine assez abondante quoique son aspect général demeure encore assez « achromatique ». Mais c'est surtout la structure de ce noyau, bien visible à cause de ses dimensions considérables (1), qui le distingue des noyaux de la cellule auxiliaire et des noyaux des cellules environnantes. Tandis que ces dernières présentent des noyaux normaux, de type banal, c'est-à-dire dans lesquels un réseau chromatique régulier supporte des grains distincts de chromatine, cette substance forme à l'intérieur du noyau diploïde un réseau compliqué formé de chapelets de granules chromatiques d'une très grande finesse ; on observe, en outre, des grains plus volumineux de chromatine à la périphérie de ce même noyau.

Nous n'avons pu surprendre et étudier les phases ultérieures de l'évolution du noyau diploïde à l'intérieur de la cellule auxiliaire ; mais les descendants de ce noyau peuvent être aisément observés dans les cellules formant les rameaux du gonimoblaste. Ce dernier,

(1) C'est le noyau le plus gros de toutes les cellules formant le procarpe tout jeune ; on sait que le *noyau fécondé*, en émigrant, après fécondation, à l'intérieur d'une cellule auxiliaire, augmente de volume, présentant des dimensions linéaires deux à trois fois plus grandes que celles présentées par ce même noyau avant la fécondation.

comme on le sait, se développe comme une plante minuscule greffée sur la cellule auxiliaire. La première ou les premières cellules du gonimoblaste ne reçoivent que des noyaux de la lignée génératrice, c'est-à-dire des noyaux diploïdes. Leur évolution, à partir de ce moment, est on ne peut plus facile à suivre dans l'appareil sporogène de n'importe quelle espèce de Floridée. Arrivés à ce stade de développement, les noyaux diploïdes se présentent comme des noyaux volumineux, aussi bien par rapport aux dimensions de la cellule que par rapport aux noyaux haploïdes de la plante considérée ; ils montrent une grande richesse en chromatine, et cette dernière substance s'y trouve distribuée sous forme de grains distincts occupant la périphérie du noyau ; le réseau n'est généralement pas visible. Les noyaux de toutes les cellules constituant les rameaux du gonimoblaste, sauf ceux des cellules terminales de ces rameaux, sont voués à la dégénérescence, et ils subissent des modifications semblables à celles des noyaux trophiques (*Laurencia*, Pl. II, fig. B⁴, *Lomentaria articulata*, Pl. IV, fig. C).

Les cellules terminales des rameaux gonimoblastiques, destinées à devenir des carpospores, montrent, dans les premières phases de leur développement, des noyaux parfaitement semblables, comme taille et comme structure aux noyaux gonimoblastiques non altérés qui leur ont donné naissance. Au fur et à mesure que la jeune carpospore s'accroît, son noyau augmente de volume et, en même temps, s'appauvrit de plus en plus en chromatine. Les noyaux des carpospores mûres sont parfaitement achromatiques. Fait remarquable, chez les espèces du genre *Laurencia* comme chez *Halopitys pinastroides*, les noyaux des carpospores mûres montrent cette structure si particulière observée dans le noyau diploïde au début de son évolution, o'est-à-dire au moment de l'émigration à l'intérieur de la cellule auxiliaire (Pl. III, fig. D, c. aux.) : la substance chromatique forme, ici comme là, des chapelets de grains d'une finesse extrême (*H. pinastroides*, Pl. IV fig. A) formant à leur tour un réseau compliqué assez incomplet et à peine discernable.

L'achromaticité des noyaux carposporiques semble générale dans tous les groupes de Floridées (1). En ce qui concerne la structure particulière décrite plus haut elle est peut-être limitée, ou plus généralement répandue dans la famille des Rhodomélacées. Ainsi, chez *Placodium coccineum*, les carpospores, pauvres en chromatine, montrent cependant la structure banale et classique des noyaux au repos : un réseau chromatique régulier portant de petits grains de chromatine aux points d'intersection des filaments du réseau.

(1) Une exception à cette règle générale parmi les espèces examinées par nous, paraît être présentée par *Delesseria sanguinea* (Pl. IV, fig. E) ; les carpospores de cette espèce montrent une chromatine abondante et la structure du noyau est des plus curieuses, rappelant celle des noyaux en prophase.

Dans d'autres espèces étudiées par nous, comme *Gracilaria compressa* (Pl. III, fig. A, esp.), *Epilithon* sp. (Pl. III, fig. F et G, esp.) et *Lomentaria articulata* (Pl. IV, fig. C, esp.), le noyau achromatique de la carpospore apparaît avec son contour plus ou moins faiblement dessiné par de petits grains de chromatine.

En résumé, dans l'appareil sporogène des Floridées, les noyaux de la lignée génératrice sont caractérisés par une achromaticité remarquable au début et à la fin de leur évolution. Ils passent, entre ces deux stades extrêmes, par une phase dans laquelle ils s'enrichissent en chromatine.

On pourrait tenter d'expliquer ces variations de chromaticité. Dans la cellule carpogoniale, le contenu cytoplasmique est peu dense et, selon les auteurs, pauvre en réserves. Dans la cellule auxiliaire, élément à rôle trophique, le noyau diploïde augmente de volume et, par surcroît, sa teneur en chromatine s'élève ; cette substance s'est formée et accrue sur place et sa synthèse se poursuit peut-être aux dépens des noyaux de la cellule auxiliaire qui entrent en dégénérescence aussitôt après l'émigration du noyau diploïde à l'intérieur de cette dernière.

Dans les cellules du gonimoblaste, les noyaux diploïdes de la lignée génératrice restent volumineux et très chromatiques tout en augmentant de nombre ; nous remarquerons ici que ces cellules sont traversées par un flux de matériaux nourriciers : peut-être l'accroissement de la chromaticité traduit-il alors la mise en réserve de phosphore sous forme d'acides nucléiques.

Dans les carpospores, l'augmentation de volume nucléaire ne rend pas compte, à elle seule, de l'énorme diminution de la teneur en chromatine : il nous semble inévitable d'admettre qu'une partie de celle-ci est alors consommée ou transformée.

Mais ces variations de la teneur en chromatine ne sont pas le seul aspect intéressant de l'évolution des noyaux de la lignée génératrice.

Ceux-ci nous offrent encore des *modifications structurales* (changement dans la distribution des particules chromatiques), modifications non seulement caractéristiques des diverses phases du développement de l'appareil placentaire, mais encore variables suivant les espèces. Ici comme ailleurs, nous arrivons à la conclusion que des recherches beaucoup plus étendues sont nécessaires pour la solution des problèmes que nos recherches ne font que poser. L'étude des noyaux de la lignée génératrice dont la structure, d'un côté peut différer à certains moments de celle des noyaux de type courant, et de l'autre semble varier selon les divers groupes de Floridées, peut conduire comme l'étude des caractères de noyaux de type courant à des résultats d'un très grand intérêt en ce qui concerne la Systématique de ces Algues.

La faible chromaticité du noyau femelle et des premiers noyaux

diploïdes résultant de la fécondation n'est qu'un cas particulier d'un phénomène général : les travaux de MILOVIDOV (1932), SHIMAMURA (1935), MANGENOT (1938), HILLARY (1939) ont révélé la faible chromaticité des pronuclei dans les oosphères de *Fucus*, de *Pinus*, de *Ginkgo*, de *Cycas* ; des faits analogues ont été observés chez les Animaux. Il semble que, d'une manière très générale, les pronuclei femelles offrent une extrême pauvreté en chromatine.

Les cellules axiales, voies de translocation chez les Floridées.

Les cellules centrales ou axiales des Floridées se présentent avec un ensemble de caractères bien particuliers et propres à ces éléments : des plasmodesmes excessivement larges, un contenu cytoplasmique dense, riche en matières élaborées que les cellules axiales reçoivent des cellules, des rameaux, ou des tissus périphériques assimilateurs ; une répartition particulière de ce contenu cytoplasmique et une polarisation, au moins partielle, mais tout à fait remarquable, de l'ensemble des inclusions contenues dans le cytoplasme. Les particularités cytologiques énumérées ne sont, comme nous le verrons, qu'autant de caractères et de preuves de la fonction conductrice des cellules centrales des Algues rouges.

LES LARGES SYNAPSES

L'existence de très larges plasmodesmes reliant les cellules centrales les unes aux autres, constitue le détail le plus frappant de leur structure. Les ouvertures ménagées dans les parois séparant les cellules axiales superposées — ouvertures au niveau desquelles les protoplastes de ces cellules viennent en contact — occupent, en effet, presque toute la surface de la paroi de séparation. Il y a là une tendance manifeste à faciliter et à augmenter autant que possible les échanges intercellulaires — fait entrevu par tous les auteurs ayant étudié ces dispositifs mais qui n'a été clairement exprimé par aucun d'entre eux. Cependant, même en méconnaissant la structure des plasmodesmes ainsi que leur véritable nature, et seulement par une comparaison des variations qu'ils présentent dans les cellules des diverses parties de l'appareil végétatif et sporogène des Floridées, il est facile de discerner le rôle qu'ils jouent dans les échanges intercellulaires ; car on voit intervenir un élargissement des communications intercellulaires chaque fois qu'un échange plus actif a lieu entre les cellules d'un tissu, chaque fois qu'un afflux plus abondant des matériaux a lieu vers une partie du thalle (appareil sporogène). Le diamètre plus ou moins considérable des plasmodesmes, leur nombre plus ou moins

élevé traduisent infailliblement l'existence d'échanges actifs ou accrus entre les éléments d'un tissu.

Les membranes synaptiques, dans les cellules centrales, sont excessivement minces et souvent confondues en une seule formation membraneuse. Dans certaines espèces de Rhodomélacées, comme celles de *Polysiphonia*, ces membranes peuvent être tout à fait résorbées, et, dans ce cas, il s'établit entre les cellules des communications directes sous la forme d'un large tractus cytoplasmique. Or, nous avons déjà vu qu'entre les éléments qui forment le placenta de l'appareil sporogène des Floridées, éléments traversés par un flux de matériaux nourriciers, il existe de très larges plasmodesmes ; ces derniers finissent le plus souvent par être résorbés et font place à une fusion directe du cytoplasme entre les éléments voisins.

LA DISPOSITION DU CYTOPLASME

La couche du cytoplasme périphérique mise à part, les cellules centrales présentent un tractus de cytoplasme plus dense, orienté selon l'axe longitudinal de la cellule et tendu entre ces larges plasmodesmes. Si dans certaines espèces, cette répartition curieuse du contenu cytoplasmique est visible sur le vivant (*Ceramium rubrum*, *C. diaphanum*) ou dans des conditions subvitales (*Polysiphonia elongata*), dans d'autres, elle n'apparaît distinctement qu'après fixation (*Halopitya pinastroides*) ou n'apparaît jamais dans aucune condition (*Furcellaria fastigiata*).

Le tractus cytoplasmique axial des cellules centrales apparaît comme une partie nettement spécialisée de ces dernières. PHILLIPS (1926) considère déjà cette particularité de structure des cellules axiales comme étant une conséquence directe de la fonction conductrice de ces cellules ; nous lisons notamment dans son ouvrage sur la structure des cellules axiales chez *Dasya* et *Ceramium* : « the existence of these trabeculae will be found to be inseparably associated with the structure and function of the characteristic floridean pit, and will therefore prove of interest both to the histologist and physiologist », et plus loin : « the intimate connection of the trabecula with the discs of the pit in *Ceramium* and *Dasya* seems to suggest that the trabecula serves also to promote the functions of the pit, in fact that it is part of one organisation for rapid transport ». En effet, les cellules stériles du gonimoblaste chez *Delesseria sanguinea*, cellules traversées par un courant de matériaux nourriciers, présentent aussi un tractus de cytoplasme axial plus dense, tendu entre les synapses de ces cellules (fig. 22).

L'aspect dense du tractus axial est sans doute dû à la présence de substances élaborées qui le traversent — lipides et protides notam-

ment — décelables par des réactions chimiques appropriées. Ainsi le tractus axial des cellules centrales de *Ceramium rubrum* retient très fortement l'hématoxyline ; de même, il retient assez fortement le noir Soudan. Chez *Polysiphonia elongata*, le tractus cytoplasmique axial, aussi bien que ses ramifications qui se dirigent vers les plasmodesmes des parois latérales, se colorent intensément avec le bleu d'indophénol naissant.

LA RÉPARTITION POLARISÉE DES INCLUSIONS

Mais ces substances, particulièrement les lipides (mélange de lipides et de phospho-amino-lipides) sont généralement polarisées vers l'une des extrémités des cellules centrales, formant l'accumulation des lipides parasynaptiques. Dans une chaîne de cellules centrales ou axiales de l'appareil végétatif, ces accumulations se trouvent polarisées toujours dans un même sens. Le noyau, les plastes et les chondriosomes — tous les constituants figurés du protoplasme — sont de même polarisés plus ou moins fortement contre les parois transversales des cellules axiales ou, plus exactement, contre le large synapse qui traverse cette paroi. Il a été indiqué par MANGENOT (1923) que cette polarisation des constituants figurés du protoplasme et, plus spécialement, des vacuoles, qu'on observe dans les cellules axiales des Rhodophycées ainsi que dans les hyphes conductrices des *Fucus* et des Laminaires et dans les tubes criblés des Végétaux supérieurs, traduit l'existence d'un courant nourricier d'un sens déterminé.

Le système vacuolaire des cellules axiales des Algues rouges, dans certaines espèces au moins, réalise souvent, en effet, des dispositifs connus sous le nom de phénomènes d'« aggregation ». L'étude de ce phénomène, décrit pour la première fois par Ch. DARWIN (1875) dans les tentacules des feuillets de *Drosera rotundifolia*, a été ensuite reprise par divers auteurs, en particulier par GARDINER, HUGO DE VRIES, GOEBEL qui ont montré qu'il consiste en une fragmentation multiple de la vacuole primitivement unique.

MANGENOT (1929), le premier, a précisé la signification physiologique du phénomène d'agrégation. Tout d'abord, aux descriptions des auteurs précédents, MANGENOT ajoute une autre observation importante en constatant l'existence d'une polarisation et d'une orientation bien définies du système vacuolaire ainsi fragmenté ou « pulvérisé ». Cet auteur observe, chez *Drosophyllum lusitanicum*, en même temps qu'une fragmentation vacuolaire extrêmement poussée, une accumulation très nette de petites vacuoles globuleuses contre la paroi proximale des cellules, dont les parties moyennes et distales sont occupées par des vacuoles filamenteuses très allongées et régulièrement orientées

suivant le grand axe ; les cellules allongées des pédicelles tentaculaires en voie de digérer présentent un pôle proximal pourvu d'un amas de globules vacuolaires et un pôle distal traversé par un faisceau de vacuoles filamenteuses. Cette *polarisation* et cette *orientation* des vacuoles sont, comme la *fragmentation* de la grande vacuole primitive, des caractères essentiels des phénomènes d'agrégation ; ces phénomènes se produisent sous l'influence de la résorption des produits de la digestion protéique dans les cellules tentaculaires des plantes insectivores et expriment, avant tout, que les cellules, dans lesquelles existe un état d'agrégation du système vacuolaire, sont momentanément conductrices des éléments dissous.

D'autres nombreuses recherches (JANSON, AKERMAN, QUINTANILHA, DUFRÉNOY, HOMÈS, THOMAS, M^{lle} PY) ont encore montré que les phénomènes d'agrégation traduisent des processus de sécrétion et d'absorption (ou plus généralement de digestion) ; or tous ces phénomènes impliquent le passage d'un courant à travers les cellules.

MANGENOT (1929) montre ensuite que les phénomènes décrits plus haut, et qui n'étaient connus jusqu'alors avec certitude que dans les organes sécréteurs, ont une existence plus générale : on les observe, par exemple, dans les cellules vivantes entourant un foyer d'éléments en voie de nécrose, dont le contenu est peu à peu résorbé par les tissus sains ; les cellules de ces tissus deviennent donc *momentanément* conductrices d'éléments dissous. Mais c'est dans les cellules qui semblent *durablement* spécialisées dans la conduction des matériaux nourriciers que l'auteur plus haut cité recherche et trouve en effet la confirmation de sa découverte : les cellules à parois transversales criblées des nervures du thalle d'*Alaria esculenta*, certaines hyphes des Laminaires ou des *Fucus*, les cellules axiales de *Bonnemaïsonia asparagoides* montrent des vacuoles qui, dans chaque cellule, existent à l'état « pulvérisé » tout en étant en même temps polarisées ; la fragmentation ou pulvérisation du système vacuolaire, la polarisation et l'orientation des vacuoles résultant de cette fragmentation sont d'autant plus accusées que la circulation dans les éléments énumérés plus haut est plus active. L'auteur cité arrive donc à la notion de l'existence d'un tissu conducteur vivant chez les Algues à organisation supérieure. Nous verrons plus loin que le contenu des tubes criblés présente aussi des phénomènes de polarisation.

Tout récemment M. et M^{me} FELDMANN (1939) ont observé les phénomènes d'agrégation dans les cellules axiales d'*Asparagopsis armata*. Dans cette Algue où les cellules axiales, extrêmement allongées, forment un véritable système conducteur, le cytoplasme présente, au voisinage du large synapse transversal, un aspect granuleux ou spumeux. Un examen vital à un fort grossissement permet de reconnaître que cet aspect est dû à une multitude de petites vacuoles

sphériques, à l'intérieur desquelles le bleu de crésyle fait apparaître des granulations de couleur pourpre.

Parmi les espèces étudiées au cours du présent ouvrage, les phénomènes d'agrégation n'apparaissent nettement exprimés que dans les hyphes axiales de *Furcellaria fastigiata* (cf. p. 40). Si, dans les cellules axiales des autres espèces que nous avons eu l'occasion d'étudier, la polarisation des constituants morphologiques autres que les vacuoles apparaît nettement, les phénomènes d'agrégation se sont montrés inexistantes.

Si maintenant on ne prend en considération que les formes dans lesquelles les cellules axiales montrent des phénomènes d'agrégation très nettement exprimés (hyphes conductrices des *Fucus* et des Laminaires (MANGENOT), *Asparagopsis armata* (FELDMANN) *Furcellaria fastigiata*), on s'aperçoit facilement que dans tous ces cas on a affaire à des éléments conducteurs très allongés, plus différenciés que les cellules centrales de *Ceramium*, *Halopitys* et *Polysiphonia*.

CELLULES AXIALES ET TUBES CRIBLÉS

Les cellules ou tubes criblés constituent les éléments caractéristiques et essentiels du liber des Végétaux supérieurs servant au transport de la sève élaborée — solution aqueuse de matières organiques (glucides, protides) — fabriquée dans les feuilles. Ce sont des éléments allongés, disposés en files de cellules superposées. Chaque cellule ou tube présente une mince couche cytoplasmique pariétale, dépourvue du noyau qui dégénère au cours de la différenciation de ces éléments, et une grande vacuole à contenu protéique abondant.

Les tubes criblés présentent, dans les caractères de leurs parois ainsi que dans ceux de leur contenu, des signes manifestes de leur spécialisation. Les parois de ces tubes, spécialement les parois transversales, sont en effet criblées, en certains points, de nombreux orifices relativement volumineux. MANGENOT (1924, 1926) montre que chacun de ces orifices est le siège d'un synapse (fig. 25). L'analogie entre les larges synapses des éléments du placenta de l'appareil sporogène chez les Floridées et les synapses très réduits, par comparaison aux premiers, des tubes criblés est si parfaite que cet auteur n'a pas hésité à comparer entre eux ces deux sortes d'éléments malgré les grandes différences morphologiques.

Si la présence des synapses constitue un premier élément de comparaison, la polarisation des inclusions intercellulaires, polarisation en rapport avec le courant de matières organiques dissoutes, en constitue un deuxième. En effet, la mince couche pariétale du cytoplasme des tubes criblés chez la plupart des Dicotylédones, contient de petits

amyloplastes contenant à leur tour plusieurs minuscules grains d'amidon ; si la substance élaboratrice des plastes disparaît, il ne reste que des accumulations de grains d'amidon. MANGENOT (1930) montre que ces plastes et les grains d'amidon sont toujours accumulés, soit aux deux extrémités du tube criblé, soit plus souvent à l'une des extrémités de ce dernier, toujours la même dans les tubes d'une même file.

Dans une note récente sur la formation et la structure des tubes criblés dans l'axe hypocotylé de *Cucurbita pepo*, M^{lle} SALMON confirme le rapprochement établi par MANGENOT entre les éléments conducteurs des Algues à organisation supérieure et les tubes criblés des Végétaux supérieurs. Dans le cytoplasme des cellules destinées à devenir des tubes criblés, et dans les toutes premières phases du développement, M^{lle} SALMON observe de petits globules brunissant par l'acide osmique. De nouveaux globules osmo-réducteurs se forment dans le cytoplasme, au contact de la paroi, dans les stades ultérieurs du développement du jeune tube criblé. Ces globules grossissent à mesure que la cellule s'allonge et des réactions chimiques appropriées montrent qu'ils sont constitués de lipides et plus exactement de phospholipides ; certains présentent les réactions des protides. Les globules s'agglutinent, forment des amas irréguliers qui tendent à s'accumuler vers un des pôles de la cellule ; de sorte que, contre une des parois criblées (distale ou proximale) se trouvent accumulés des lipides tandis que les protides prédominent dans la partie de l'amas lipo-protidique la plus éloignée de la paroi (1). Les matières lipidiques peuvent faire saillie sous forme d'un bouton ou d'une goutte dans la cellule criblée voisine. M^{lle} SALMON relève ainsi, en même temps que la structure dissymétrique de la cellule criblée, le comportement analogue du point de vue chimique des synapses de ces cellules et des synapses des Floridées : ici et là, les membranes synaptiques sont constituées en grande partie de lipides ou, plus exactement de phospholipides ; une accumulation de lipides et protides parasynaptiques absolument semblable existe de même dans les deux cas.

L'appareil placentaire.

La liaison entre le gonimoblaste et la plante-mère s'effectue au niveau de l'appareil sporogène, au moyen d'un véritable placenta — « terme utilisé pour désigner l'organe d'insertion du gonimoblaste sur la plante-mère, c'est-à-dire ce complexe formé par l'union large

(1) Voir cellules axiales de *Halopitys pinastroïdes*, p. 57 : la disposition des protides et des lipides dans l'amas parasynaptique de ces substances est identique.

du syncytium avec les premiers éléments de l'appareil sporogène » MANGENOT, 1924).

Ce terme de placenta évoque donc son origine mixte, car il provient de la fusion plus ou moins complète des éléments appartenant à la plante-mère et à l'embryon ; et on trouve dans le gros syncytium (« Fusionzelle » des ouvrages écrits en allemand), par suite de la fusion d'éléments aussi différents, un mélange d'un grand nombre de noyaux haploïdes et diploïdes, qu'on n'arrive plus à distinguer les uns des autres.

Dans le « complément sur l'histo-physiologie de l'appareil placentaire » de son ouvrage sur les communications protoplasmiques dans l'appareil sporogène de quelques Floridées, MANGENOT attribue aux éléments constituant l'appareil placentaire deux fonctions distinctes : d'une part, cet appareil n'est qu'un lien de rassemblement, un réservoir de matériaux nourriciers fabriqués dans les cellules végétatives et destinés au gonimoblaste ; d'autre part, c'est un centre élaborateur où ces matériaux subissent un remaniement plus ou moins profond et s'enrichissent des substances provenant de l'activité propre de cet organe. La prolifération, parfois luxuriante des noyaux, leur dégénérescence par caryolyse, l'élaboration fréquente de grains protéiques, suggèrent en effet l'existence d'une intense activité sécrétoire. Les détails anatomiques dans la structure de l'appareil placentaire permettent même à l'auteur de supposer qu'une ou l'autre de ces fonctions prédominerait selon l'espèce considérée. MANGENOT ne considère d'ailleurs ces conceptions que comme des « hypothèses de travail destinées à encadrer des faits positifs ».

Nous avons réussi, pour notre part, au cours des recherches exposées dans ce mémoire et qui ne sont qu'une continuation de celles de l'auteur cité plus haut, à mettre en évidence la somme des caractères principaux de l'appareil placentaire des Algues rouges : la liaison directe de l'appareil placentaire avec les éléments conducteurs du thalle (1) (cellules axiales pour la grande majorité des cas) et dont

(1) Il existe parmi les Algues rouges un certain nombre de formes où l'appareil végétatif semble privé des éléments conducteurs spécialisés. Ainsi, parmi les espèces que nous avons eu l'occasion d'étudier, c'est le cas des espèces des genres *Laurencia* et *Gracilaria*. Encore, chez les *Laurencia*, les éléments allongés occupant l'axe de l'appareil végétatif et reliés entre eux par des synapses manifestement plus larges que ceux reliant les autres cellules du thalle, présentent certainement des caractères des cellules axiales. Les cystocarpes qui prennent naissance dans le fond de la dépression apicale des rameaux se trouvent donc dans le cas général : ils sont dans le prolongement direct de ces éléments axiaux. Par contre, l'appareil végétatif des *Gracilaria* semble privé de tout élément qui pourrait assurer les fonctions d'une voie de translocation ; la structure du cystocarpe semble d'ailleurs se ressentir de cette particularité de la structure de l'appareil végétatif, comme nous l'avons déjà mentionné à la page 111 de cet ouvrage.

l'appareil placentaire ne constitue qu'un prolongement ; l'élargissement énorme des plasmodesmes reliant les éléments du placenta entre eux ou reliant les éléments de ce dernier aux éléments trophiques environnants (confirmation des faits déjà établis par MANGENOT) ; la richesse du cytoplasme des éléments placentaires jeunes en matériaux nourriciers ; le comportement des noyaux pycnotiques de cet appareil qui cèdent au cytoplasme leur chromatine — réserve nucléoprotéique — ; la forme souvent plus ou moins lobée ou incisée de ces noyaux, forme qui traduit, en général, un accroissement des échanges entre les noyaux et le cytoplasme, une activité accrue de ce dernier, activité en rapport avec un métabolisme plus intense des cellules.

CONCLUSIONS

1° Les synapses des cellules axiales et de l'appareil placentaire des Floridées sont constitués de protéides associés à un grand excès de lipides divers, spécialement de phospho-amino-lipides. Les constituants lipidiques de ces synapses sont susceptibles de variations chimiques paraissant en relation avec un dynamisme dont elles seraient le siège.

2° Les caractères morphologiques des synapses sont l'objet d'une étude générale.

3° Les noyaux des cellules axiales offrent une remarquable tendance à l'hypertrophie déformante avec accumulation de chromatine. La destinée des noyaux haploïdes et diploïdes de l'appareil placentaire est étudiée en détail : les noyaux trophiques y subissent une hypertrophie déformante avec pycnose puis disparition de la chromatine pycnotique ; les noyaux génératifs présentent des changements caractéristiques de leur structure et des fluctuations régulières dans leur teneur en chromatine. Tous ces faits paraissent en rapport avec des processus d'accumulation puis d'utilisation d'une réserve phosphorée sous forme de chromatine nucléaire.

4° L'ensemble des constituants cellulaires des cellules axiales et de l'appareil placentaire est décrit dans les espèces étudiées ; la disposition de ces constituants (surtout leur état très fréquemment polarisé, le diamètre élevé des plasmodesmes et le comportement des synapses) révèle les processus de translocation dont ils sont le siège. Dans les cellules axiales de certaines espèces relativement peu différenciées, et dans l'appareil placentaire de toutes les espèces, a lieu, en outre, la mise en dépôt de réserves plus ou moins transitoires.

5° La signification de ces faits pour la connaissance de la couche superficielle du protoplasme, des processus de translocation, du rôle

trophique de la chromatine est discutée ; en outre, ces faits mettent en relief le type d'organisation original des Algues rouges et pourront, sans doute, en raison des modalités variables observées dans les processus décrits, contribuer à l'étude systématique de ce groupe.

6° Le développement du cystocarpe chez *Halopitys pinastroides* est décrit pour la première fois.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- AMBRONN (H.). — Über einige Fälle von Bilateralität bei den Florideen. *Bot. Zeitung*, **38**, 161-174, 177-185, 193-200, 209-216, 225-233. Berlin, 1880.
- ARCHER (W.). — On the minute structure and mode of growth of *Ballia callitricha* Ag. *Transact. Linn. Soc., Botany*, **1**, 211-232, 1876.
- ASKENAZY (E.). — Algen der Forschungsreise S. M. S. Gazelle, Berlin, 1888.
- BLIDING (C.). — Studien über die Florideenordnung Rhodymeniales. *Lunds Univ. Arsskrift, N. F. Avd. 2*, **24**, 5-74, 1928.
- CASPARY (R.). — Observations on *Furcellaria fastigiata* and *Polyides rotundus*. *Ann. and Mag. Nat. History*, S. 2, **6**, 87-98, 1850.
- CELAN (M.). — Sur la structure des cellules centrales de *Halopitys pinastroides* (Gmel.) Kütz. *C. R. Acad. des Sc.*, **206**, 856, 1938.
- ID. — Sur les chondriosomes, les plastes et les noyaux, au cours de l'évolution du cystocarpe chez *Halopitys pinastroides* (Gmel.) Kütz. *C. R. Acad. des Sc.*, **206**, 1982, 1938.
- ID. — Nouvelles recherches préliminaires sur les synapses des Algues rouges. *C. R. Acad. des Sc.*, **208**, 116, 1939.
- ID. — Sur la structure des cellules centrales du genre *Ceramium*. *C. R. Acad. des Sc.*, **208**, 1741, 1939.
- ID. — Sur les cellules conductrices des Algues rouges. *Bull. Soc. Bot. de France*, **86**, 297-299, 1939.
- ID. — Sur certains caractères histochimiques des synapses des Algues rouges. *Bull. Lab. Mar. de Dinard, Fasc. 23*, 1940.
- CHODKOWSKI (K.). — Die Karyoklastischen Gifte, ihr Einfluss auf den Organismus und ihre Bedeutung für die Pathologie (Sammelreferat). *Protoplasma*, **28**, 597-619, 1937.
- CHURCH (A. H.). — Historical review of the Florideae, I-II. *Journ. of Bot.*, **57**, 297-304 et 329-334, 1919.
- CIACCIO (C.). — Dimostrazione istochimica di alcuni lipidi dopo estrazione con acetone. *Boll. della Soc. It. di biol. sper.*, **9**, 1934.
- CONARD (A.). — Sur le mécanisme de la division cellulaire et sur les bases morphologiques de la Cytologie. *Trav. Jard. exp. Jean Massart*, 186 p., Impr. Cock, Bruxelles, 1939.
- CONNOLLY (C. J.). — Beiträge zur Kenntnis einiger Florideen. *Flora*, **103**, 125-170, 1911.
- DAMANN (H.). — Beitrag zur Kenntnis der Zentralzellen der Gattung *Ceramium*. *Ber. deutsch. bot. Ges.*, **50**, 1932.
- DANGEARD (P.). — Traité d'Algologie, 441 p. *Le Chevalier, édit. Paris*, 1933.
- DARWIN (Ch.). — Les plantes insectivores. *Reinwald édit., Paris*, 1877.
- DAVIS (B. M.). — Continuity of the protoplasma in the Chantransiaform of *Batrachospermum*. *Bot. Gaz.*, **16**, 1891.
- DELAPORTE (B.). — Sur les acides nucléiques des levures et leur localisation. *Rev. Gén. de Bot.*, **51**, 449-482, 1939.
- DELAY (C.). — Recherches sur le noyau des Légumineuses. *Rev. de Cytol. et de Cytophysiol. végét.*, **4**, 183-230, 1939-40.
- DENIGÈS (M.). — Étude sur le réactif de Millon. *Bull. de la Soc. de Pharm. de Bordeaux*, **64**, 1926.

- DENYS (G.). — Anatomische Untersuchungen an *Polyides rotundus* Gmel. und *Furcellaria fastigiata* Lam. Mitteil. bot. Staatsinst. Hamburg, **3**, 1-31, 1910.
- DERRIEN (E.) et TURCHINI (J.). — De la caractérisation cytochimique des enclaves albuminoïdes. Bull. Soc. Sc. méd. et biol. de Montpellier et du Languedoc méditerranéen, 1924.
- FALKENBERG (P.). — Die Rhodomelaceen des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Fauna und Flora des Golfes von Neapel, **26**, 1901.
- FELDMANN (M. et M^{me} J.). — Sur la structure des cellules axiales de l'*Asparagopsis armata* Harv. C. R. Acad. des Sc., **208**, 1743, 1939.
- GARDINER (W.). — On the constitution of the cellwall and middle lamella. Proceed. Camb. Philos. Soc., **5**, 87-106, 1884.
- Id. — On the changes on the gland cells of *Dionea muscipula* during secretion. Proc. Royal Soc., **36**, 180-181, 1884.
- Id. — On the phenomena accompanying stimulation on the gland cells in the tentacles of *Drosera dichotoma*. Proc. Royal. Soc., **39**, 229-234, 1885.
- GELLHORN (E.) et RÉGNIER (I.). — La perméabilité en physiologie et en pathologie générale. 928 p., Masson et Cie, édit., Paris, 1936.
- GÉRARD (P.). — Sur la réaction plasmale. Bull. d'Histologie appl., **12**, 1935.
- GERTZ (O.). — Ueber die Oxydasen der Algen. Biochem. Zeitschr., **169**, 435-448, 1926.
- GIBSON (R. J. H.). — Notes on the histology of *Polysiphonia fastigiata* (Roth.) Grev. Journ. of Bot., **29**, 129-132, 1891.
- GIROUD (A.). — Recherches sur la nature chimique du chondriome. Protoplasma, **7**, 72-98, 1929.
- GUILLIERMOND (A.), MANGENOT (G.) et PLANTEFOL (L.). — Traité de Cytologie végétale, 1.195 p. Le François édit., Paris, 1933.
- GUILLIERMOND (A.) et GAUTHERET (R.). — Recherches sur la coloration vitale des cellules végétales. Rev. Gén. de Bot., **52**, 262 p., 1940.
- HASSENKAMP (A.). — Über die Entwicklung der Cystocarprien bei einigen Florideen. Bot. Zeitung, **60**, 65-84, 1902.
- HENCKEL (A.). — Über den Bau der vegetativen Organe von *Cystoclonium purpurascens* (Huds.) Kütz. Nyt Magazin for Naturvidenskaberne, **39**, 355-379, 1901.
- HERTWIG (R.). — Ueber Korrelation von Zell und Kerngrösse... etc... Biol. Centralbl., **23**, 49-62 et 108-119, 1903.
- HICK (Th.). — On protoplasmic continuity in the Florideae. Journ. of Bot., **22**, 33-38, 65-71, 1884.
- HILLARY (B. B.). — Use of the Feulgen reaction in Cytology. I. Effect of fixatives on the reaction. The bot. gaz., **101**, 276-300, 1939.
- HÖFLER (K.). — Das Plasmolyse-Verhalten der Rotalgen. Zeitschr. f. Bot., **23**, 570-588, 1930.
- JANCZEWSKI (E.). — Notes sur le développement du cystocarpe dans les Floridées. Mém. scienc. nat. de Cherbourg, **20**, 109-144. Paris, 1876.
- JOHNSON (T.). — The procarpium and fruit in *Gracilaria confervoides* Grev. Ann. of Bot., **1**, 213-222, 1887.
- JUNGERS (V.). — Recherches sur les plasmodemes chez les végétaux. II. Les synapses des Algues rouges. La Cellule, **42**, 7-28, 1933.
- KIENITZ-GERLOFF (F.). — Neue Studien über Plasmodemes. Ber. d. deutsch. bot. Ges., **20**, 93-117, 1902.
- KLEBS (G.). — Über die neueren Forschungen betreffr. der Protoplasma-Verbindungen benachbarter Zellen. Bot. Zeitung, **42**, 443-448, 1884.
- KLEIN (J.). — Algologische Mittheilungen. 3. Ueber Siebröhren bei den Florideen. Flora, **60**, 289-297, 1877.

- KOHL (F. G.). — Dimorphismus der Plasmaverbindungen. *Ber. d. Deutsch Bot. Ges.*, **18**, 364-372, 1900.
- ID. — Beiträge zur Kenntnis der Plasmaverbindungen in den Pflanzen. *Beihefte z. bot. Centralbl.*, **12**, 343-350, 1902.
- KUBART (Br.). — Beobachtungen an *Chantransia chalybaea* Fries. *Mitteil. naturwiss. Vereins für Steiermark*, **46**, 1909.
- KÜTZING (F. J.). — *Phycologia generalis*. Leipzig, 1848.
- KYLIN (H.). — Studien über die Entwicklungsgeschichte von *Rhomela virgata* Kjellm. *Svensk. bot. tidskrift*, **8**, 1914.
- ID. — Studien über die Entwicklungsgeschichte der Florideen. *Vet. Akad. Handl.*, **63**, 1-139, 1923.
- ID. — Studien über die Delesseriaceen. *Lunds Univ. Årsskrift*, N. F., Åvd. 2, **20**, 1-111, 1924.
- ID. — Entwicklungsgeschichtliche Florideenstudien. *Lunds Univ. Årsskrift*, N. F., Åvd. 2, **24**, 5-127, 1928.
- ID. — Über die Entwicklungsgeschichte der Florideen. *Lunds Univ. Årsskrift*, N. F., Åvd. 2, **26**, 1-104, 1930.
- ID. — Die Florideenordnung Rhodymeniales. *Lunds Univ. Årsskrift*, N. F., Åvd. 2, **27**, 1-48, 1931.
- ID. — Über den Aufbau der Procarpien bei den Rhodomelaceen nebst einigen Worten über *Odonthalia dentata*. *Fysiogr. Sällsk. Förhandl.*, **4**, 1934.
- ID. — Anatomie der Rhodophyceen. *Handbuch der Pflanzenanatomie*, **6**, 2. Teilband, 347 p., 1937.
- LAPICQUE (L.). — La cellule est-elle enveloppée d'une membrane semi-perméable ? *Ann. de Physiol. et Phys. Chim. biol.*, **1**, 85, 1925.
- LEWIS (J. F.). — The life-history of *Griffithsia Bornetiana*. *Ann. of Bot.*, **23**, 639-690, 1909.
- LISON (L.). — Sur la recherche histochimique des oxydases par la réaction du bleu d'indophénol. Le cas des lipides. *Bull. de la Soc. de chimie biologique*, **43**, 1936.
- ID. — Histochimie animale, 320 p., Gauthier-Villars, éditeurs, Paris, 1936.
- MAIGE (A.). — Remarques au sujet de la formation et de la digestion de l'amidon dans les cellules végétales. *C. R. Acad. Sc.*, 1923.
- MANGENOT (G.). — Recherches sur les constituants morphologiques du cytoplasme des algues. *Arch. de Morph. gén. et exp.*, fasc. **9**, 325 p., 16 pl., 1922 (Thèse Sorbonne).
- ID. — Sur les communications protoplasmiques dans l'appareil sporogène de quelques Floridées. *Rev. Algol.*, **1**, 376-421, 1924.
- ID. — Communications intercellulaires et synapses. *Bull. d'Hist. appl.*, **3**, 18 p., 1926.
- ID. — Sur l'existence d'une membrane morphologiquement différenciée à la surface du protoplasma, 45 p. *Thèse médecine*, Lyon 1928.
- ID. — Sur les phénomènes dits d'agrégation et la disposition des vacuoles dans les cellules conductrices. *C. R. Acad. Sc.*, **188**, 1431, 1929.
- ID. — Sur les phénomènes de fragmentation vacuolaire, dits d'« agrégation ». *Arch. d'Anal. micr.*, **25**, 507-518, 1929.
- ID. — Données morphologiques sur la matière vivante. 258 p., Guillon édit. Paris, 1930.
- ID. — Sur les oosphères, les tubes polliniques et la fécondation chez le Pin maritime. *C. R. Ac. Sc.*, **206**, 364, 1938.
- MASSEE (G.). — On the formation and growth of cells in the genus *Polysiphonia*. *Journ. microsc. Soc.*, **4**, 198-200, 1884.
- MEYER (A.). — Morphologische und physiologische Analyse der Zelle. G. Fischer, Jena, 1920.
- MILOVIDOV (P. F.). — Zur Theorie und Technik der Nucleal färbung. *Protoplasma*, **25**, 570-597, 1936.

- MIRANDA (F.). — El desarrollo del cistocarpio en una Ceramiacea (*Ceramium flabelligerum* J. Ag.). *Bolletín real Soc. Esp. Hist. Nat.*, **29**, 47-52, 1929.
- ID. — Las comunicaciones interprotoplasmicas en *Bornetia secundiflora* (J. Ag.) Thuret. *Ebenda*, **30**, 201-204, 1930.
- MOORE (S.). — Observations on the continuity of protoplasm. *Journ. Linn. Soc., Botany*, **21**, 595-621, 1885.
- MÜHLDOERF (A.). — Das plasmatische Wesen der pflanzlichen Zellbrücken. *Beih. Bot. Centralbl.*, **56**, 172-364, 1937.
- ID. — Beiträge zur Frage über das Vorkommen von Zellbrücken bei den Cyanophyceen und Rhodophyten. *Bericht. d. Deutsch. Bot. Ges.*, **56**, 16-25, 1938.
- NAGEOTTE (J.). — Morphologie des gels lipoides. 176 p., 29 pl. *Hermann et Cie édit.* Paris, 1936.
- NÄGELI (C.). — Zeilenkerne, Zellenbildung und Zellenwachsthum bei den Pflanzen. *Zeitschrift wiss. Bot.*, 1844; Heft 3-4, 1846.
- ID. — Die neueren Algensysteme. Zurich, 1847.
- ID. — Beitrag zur Morphologie und Systematik der Ceramiaceae. *Sitzungsber. bayerisch. Akad. d. Wissensch.*, **1**, 1861.
- ID. — Mecanisch physiologische Theorie d. Abstammungslehre. *München*, 1884.
- NEUENSTEIN (H. von). — Ueber den Bau des Zellkerns bei den Algen und seine Bedeutung für ihre Systematik. *Arch. f. Zellforsch.*, **13**, 1-91, 1914-15.
- NICOLOSI-RONCATI (F.). — Formazioni endocellulari nelle Rodoficee. *Bol. soc. Bot. It.*, 1912.
- OLTMANN (F.). — Morphologie und Biologie der Algen. Bd. 1-2, Iena, 1904-1905; zweite Auflage, Bd. 2-3, Iena 1922-1923.
- PETERSEN (H. E.). — Dauske Arter af Slaegten *Ceramium* (Roth) Lyngby. *Danske Vidensk. Selsk. Skrifter, 7 Raekke, Naturv. og Mathem. Afd.*, **5**, 39-96, 1908.
- ID. — Nogle Jagttagelser over Cellekernerne hos *Ceramium* (Roth) Lyngbye. *Dansk. bot. Arkiv.*, **5**, 1-5, 1928.
- PHILLIPS (R. W.). — On the development of the cystocarps in Rhodomelaceae. *Ann. of Bot.*, **9-10**, 1895-1896.
- ID. — On the development of the cystocarps in Rhodymeniales. *Ann. of Bot.*, **11**, 347-368 et **12**, 173-202, 1897-1898.
- ID. — The form of the protoplasmic body in certain Florideae. *Ann. of Bot.*, **12**, 569, 1898.
- ID. — On the origin of the cystocarp in the genus *Gracilaria*. *Ann. of Bot.*, **39**, 1925.
- ID. — On the form of the protoplast in cells of the genus *Ceramium* and those of *Dasya coccinea*. *New Phytologist*, **25**, 277-233, 1926.
- PLOWE (J. Q.). — Membranes in the plant cell. I. Morphological membranes at protoplasmic surface. *Protoplasma*, **12**, 196-220, 1931.
- REILHES (R.). — Stériles et phospholipides dans le système vacuolaire de la cellule végétale. *Rev. de Cytol. et cytophysiol. végét.*, **2**, 97-212, 1936.
- REINHARD (L.). — Algologitscheskiiia igsledovaniia. *Mémoires (Zapiski) de la Soc. des Naturalistes de Novorossie*, **9**, 201-511,, 1884.
- ROSANOFF (S.). — Recherches anatomiques sur les Mélobésiées. *Mém. Soc., sc. nat. de Cherbourg*, **12**, 5-112, 1866.
- SALMON (J.). — Formation et structure des tubes criblés dans l'axe hypocotyle de *Cucurbita Pepo*. *C. R. Acad. Sc.*, **208**, 1041, 1939.
- SCHILLER (J.). — Die Kerne von *Antithamnion cruciatum* f. *tenuissima* Hauck und *Antithamnion plumula* (Ellis) Thur. *Jahrb. wiss. Bot.*, **49**, 267-306, 1911.
- SHIMAMURA (T.). — Zur Cytologie des Befruchtungs-Vorganges bei *Cycas* und *Ginkgo* unter Benutzung der Feulgenschen Reaction. *Cytologia*, **6**, 465-473, 1935.

- SCHMITZ (Fr.). — Untersuchungen über die Zellkerne der Thallophyten. *Sitzungsber. der niederrh. Ges. f. Natur- u. Heilkunde*, **36-37**, 1879-1880.
- Id. — Untersuchungen über die Befruchtung der Florideen. *Sitzungsber. Akadem. d. Wissensch.*, **1**, 215-258, 1883.
- SJÖSTEDT (L. G.). — Floridean studies. *Lunds Univ. Arsskrift*, N. F. Avd. 2, **22**, 4-94, 1926.
- STRASBURGER (E.). — Über Plasmaverbindungen pflanzlicher Zellen. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, **36**, 493-606, 1901.
- SVEDELIUS (N.). — Über den Generationswechsel bei *Delesseria sanguinea*. *Svensk. bot. tidskrift*, **5**, 260-324, 1911.
- Id. — Über die Zystocarpienbildung bei *Delesseria sanguinea*. *Svensk. bot. tidskrift*, **8**, 1914.
- THURET (G.) et BORNET (Ed.). — Etudes phycologiques. *Paris*, 1878.
- TIEGHEM (Ph. van). — Note sur les globules amylicés des Floridées et des Coraliniées. *Ann. Sc. nat. Bot.*, V^e sér., **3**, 315, 1865.
- VERNE (J.). — Considérations sur les états histochimiques des lipides. *Bull. Histologie appliquée*, **14**, 1937.
- WEBER (Fr.). — Cytoplasma und Kern Zustandsänderungen bei Schliesszellen. *Protoplasma*, 1927.
- Id. — Harnstoff. Permeabilität ungleich alter *Spirogyra*-Zellen. *Protoplasma*, **12**, 129-140, 1931.
- WILLE (N.). — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der physiologischen Gewebesysteme bei einigen Florideen. *Nova acta Acad. Leopold. Carol.*, **52**, 49-100, 1888.
- Id. — Bidrag til algernes physiologiske anatomi. *Vet. Akadem. Handl.*, **21**, 1-104, Stockholm, 1885.
- WRIGHT (E. P.). — On the cell-structure of *Griffithsia setacea* and on the development of its antheridia and tetraspores. *Transact. Irish. Acad. sc.*, **26**, 491-510, 1879.
- Id. — On the formation of the so-called «siphons» and on the development of the tetraspores in *Polysiphonia*. *Ebenda*, **26**, 511-526, 1879.
- YAMANOUCHI (S.). — The life-history of *Polysiphonia violacea*. *Bot. Gaz.*, **72**, 401-449, 1906.
- ZWEIBAUM (J.) et MANGENOT (G.). — Application à l'étude histochimique des végétaux d'une méthode permettant la coloration vitale et post-vitale des graisses de la cellule animale. *C. R. Soc. Biol.*, **89**, 540-542, 1923.
-

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

FIG. A. — *Ceramium rubrum* (Huds.) Ag. — Coupe longitudinale médiane du thalle ; les noyaux hypertrophiés sont fortement polarisés vers la partie basilaire de la cellule. t. a. = tractus cytoplasmique axial ; n. = noyau. $\times 40$.

FIG. B. — *Ceramium rubrum* (Huds.) Ag. — Noyau des cellules centrales pris dans le troisième, quatrième et cinquième segments du thalle à partir du sommet végétatif ; la chromatine forme des bâtonnets et des grumeaux allongés et fusiformes. n. = noyau ; n. n. = nucléole ; n. c. = noyau d'une cellule corticale. $\times 2.400$.

FIG. C. — *Ceramium rubrum* (Huds.) Ag. — Noyau du neuvième segment de la même série de cellules centrales qu'en B ; ce noyau occupe presque toute la colonne du cytoplasme axial de la cellule centrale. $\times 2.400$.

FIG. D. — *Ceramium rubrum* (Huds.) Ag. — Un des noyaux de la série des cellules axiales représentées en A ; la substance chromatique diffuse forme une sorte de réseau enchevêtré à mailles irrégulières (ce noyau est pris quelques segments plus bas que ceux représentés dans la figure C). Remarquer dans toutes les figures (A-D) les larges synapses n'ayant pas donné la réaction de Feulgen-Verne.

FIG. E. — *Ceramium rubrum* (Huds.) Ag. — Noyau d'une cellule centrale vieille ; la substance chromatique est tout à fait diffuse ; le noyau présente un contour dilacéré. Les membranes synaptiques montrent une réaction Feulgen-Verne positive. $\times 1.400$.

FIG. F. — *Ceramium rubrum* (Huds.) Ag. — Coupe d'un cystocarpe d'âge moyen ; la cellule support et la cellule pédiculaire (« cellula pia » de Miranda) sont fusionnées entre elles et avec la cellule centrale fertile ; la cellule mère du gonimoblaste est reliée par un large plasmodesme à la cellule pédiculaire. c. aux. = cellule support et cellule pédiculaire ; f. c. c. = cellule centrale fertile ; gon. = cellule mère du gonimoblaste. $\times 1.000$.

FIG. G. — *Ceramium rubrum* (Huds.) Ag. — Jeunes carpospores dont les noyaux montrent distinctement un gros nucléole et un réseau chromatique portant des fins granules. $\times 1.800$.

FIG. H. — *Polysiphonia elongata* (Huds.) Harv. — Une cellule centrale jeune ; tous les synapses, aussi bien ceux des parois transversales que ceux des parois latérales, ont donné une réaction de Feulgen-Verne positive très nette. c. c. = cellule centrale ; s. l. = synapse latéral ; s. c. = synapse de la paroi transversale.

FIG. I. — *Laurencia obtusa* (Huds.) Lamour. — Quelques noyaux somatiques (cellules corticales près du sommet végétatif). Un des noyaux montre l'existence du réseau chromatique. Le diamètre des noyaux : 3, 5 μ .

FIG. J. — *Laurencia obtusa* (Huds.) Lamour. — Quelques noyaux des cellules profondes du thalle ; on observe un réseau chromatique distinct ; les granules de cette substance sont très réduits, le nucléole de petite taille ; le noyau tout entier présente une légère coloration diffuse.

PLANCHE II

FIG. A. — *Laurencia obtusa* (Huds.) Lamour. — Deux vieux rameaux gonimoblastiques aux cellules complètement fusionnées. Les noyaux a-b-c apparaissent encerclés d'un collier de substance chromatique et présentent une chromatine diffuse, uniformément teintée par le réactif de Schiff. Dans le cytoplasme, on aperçoit de nombreux fragments de substance chromatique éparse un peu partout dans les cellules (f.).

FIG. B¹-B²-B³-B⁴. — *Laurencia obtusa* (Huds.) Lamour. — Carpospores à divers stades de développement. En B¹ et B² les noyaux jeunes montrent la substance chromatique sous la forme de gros grains ; en B³ commence une disposition de cette substance en chapelets fins et sinueux — disposition caractéristique pour les carpospores et le noyau diploïde qui vient de se constituer et qu'on trouve dans la cellule auxiliaire. En B⁴ noyau achromatique de la carpospore mûre : la substance chromatique sous la forme de fines travées (chapelet à grains très fins), sinueuses. B¹ B² B⁴. $\times 1.400$. B³ à un grossissement plus fort. Les carpospores sont figurés sans leur épaisse enveloppe gélifiée. n. = noyau à chromatine diffuse de la cellule gonimoblastique supportant la carpospore mûre.

FIG. C. — *Delesseria sanguinea* (L.) Lamour. — Noyau hypertrophié et riche en chromatine d'une cellule du gonimoblaste. $\times 2.400$.

FIG. D. — *Delesseria sanguinea* (L.) Lamour. — Noyaux très hypertrophiés du placenta (cellules gonimoblastiques profondes, stériles). La substance chromatique se trouve comme expulsée à la surface du noyau. n. = noyau. $\times 2.400$.

PLANCHE III

FIG. A. — *Gracilaria compressa* (Ag.) Grev. — Un rameau terminal de gonimoblaste portant des carpospores ; les noyaux de ces dernières présentent un gros nucléole et peu de substance chromatique ; les noyaux des cellules gonimoblastiques sont relativement pauvres en chromatine, (surtout si on les compare aux noyaux des cellules gonimoblastiques des Rhodomélacées). gon. = cellule du gonimoblaste ; csp. = carpospore. $\times 1.400$.

FIG. B. — *Gracilaria compressa* (Ag.) Grev. — Noyaux du gros syncytium se trouvant à la base du gonimoblaste d'un cystocarpe mûr ; ce sont des noyaux légèrement hypertrophiés, allongés, souvent fusiformes, à chromatine plus ou moins diffuse et riches en cette dernière substance. n. = noyau. $\times 1.400$.

FIG. C. — *Laurencia obtusa* (Huds.) Lamour. — Groupe de cellules stériles dans un cystocarpe aux premiers stades de développement ; les noyaux très hypertrophiés sont très riches en chromatine ; remarquer aussi l'allongement en forme de bec des noyaux vers les synapses élargis qui font communiquer ces cellules les unes avec les autres. $\times 2.400$.

FIG. D. — *Laurencia obtusa* (Huds.) Lamour. — Coupe dans un cystocarpe très jeune ; le noyau diploïde se trouvant dans la cellule auxiliaire (c. aux.) présente une structure identique à celle des noyaux des carpospores ; la substance chromatique forme des chapelets sinueux de grains très fins. Les noyaux de la cellule inférieure de l'axe carpogonial (c. a.) présentent une structure réticulaire très nette ; en outre, ils présentent une coloration diffuse conférée par le réactif de Schiff. Les noyaux de cellules stériles (c. st.) hypertrophiés présentent de gros grains de chromatine colorés en violet assez foncé ; un de ces noyaux présente une structure réticulaire distincte. Les noyaux des cellules pariétales sont en division, montrant des chromosomes gros et courts. $\times 2.000$.

FIG. E. — *Lomentaria articulata* (Huds.) Lyngb. — Cellule auxiliaire (c. aux.) et une cellule gonimoblastique (gon.); remarquer le synapse élargi réunissant ces deux cellules, les noyaux chromatiques et différemment colorés de la cellule gonimoblastique et le noyau diploïde de grande dimension et achromatique de la cellule auxiliaire. $\times 1.800$.

FIG. F-G. — *Epilithon* sp. — Carpospores aux noyaux très achromatiques. En G le nucléole apparaît diffusément coloré par le réactif de Schiff (réaction de Feulgen positive). n = noyau; csp. = carpospore. $\times 1.800$.

PLANCHE IV

FIG. A. — *Halopitys pinastroides* (Gmel.) Kütz. — Le gros syncytium central du cystocarpe mûr avec ses prolongements digitiformes (placenta). On observe de nombreux noyaux dont la structure et les teintes sont ceux des noyaux dégénérés. Les carpospores montrent des noyaux achromatiques et une structure caractéristique : des fins chapelets sinueux constitués par des grains de chromatine excessivement réduits. Les petits synapses reliant les carpospores mûres aux prolongements digitiformes du syncytium ont donné la réaction de Feulgen-Verne positive. n. = noyau; s. = synapse; pd. = prolongement digitiforme; fz. = syncytium central (« Fusionzelle »).

FIG. B. — *Ceramium rubrum* (Huds.) Ag. — Rameau gonimoblastique d'un cystocarpe mûr; les noyaux des cellules stériles et profondes du gonimoblaste sont énormes et riches en chromatine; par leur structure, leur contour irrégulier et leur chromatine plus ou moins diffuse, ce sont des noyaux caractéristiques des éléments trophiques. Les noyaux des carpospores mûres apparaissent tout à fait achromatiques; la très faible quantité de chromatine fait que cette dernière disparaît sous la coloration de fond au vert lumière. Les synapses reliant les cellules entre elles, synapses très élargis, ont donné la réaction Feulgen-Verne positive. n. = noyau; s. = synapse. $\times 1.000$.

FIG. C. — *Lomentaria articulata* (Huds.) Lyngb. — Rameau gonimoblastique d'un cystocarpe mûr; les cellules stériles profondes du gonimoblaste montrent des nombreux et gros noyaux riches en chromatine en partie diffuse; par contre, la carpospore (csp.) présente un noyau à l'aspect très achromatique: son contour apparaît à peine dessiné par des petits grains de chromatine. $\times 1.600$.

FIG. D. — *Lomentaria articulata* (Huds.) Lyngb. — Cellule du tissu trophique provenant de la transformation d'une cellule végétative, à proximité immédiate du gonimoblaste en développement; la substance chromatique des noyaux apparaît rejetée à la surface de ces derniers, comme c'était le cas pour les cellules gonimoblastiques stériles et profondes chez *Delesseria* (pl. II, fig. D). n. = noyau. $\times 1.600$.

FIG. E. — *Delesseria sanguinea* (L.) Lamour. — Noyau des carpospores mûres; dans cette espèce, les noyaux des carpospores apparaissent comme étant assez riches en chromatine. Un gros nucléole est distinctement visible et montre souvent en son intérieur un corpuscule se colorant par le réactif de Schiff. $\times 2.400$.

PLANCHE V

FIG. A. — *Halopitys pinastroides* (Gmel.) Kütz. — Rameau âgé. Fixation au bichromate de potassium à 5 p. 100 et formol; coloration au noir Soudan. Les membranes synaptiques intensément colorées sont parfaitement distinctes et dissymétriques. s. = synapse; p. t. = parois transversales. $\times 425$.

FIG. B. — *Halopitys pinastroides* (Gmel.) Kütz. — Fixation au mélange de Regaud coloration à l'hématoxyline. Synapse d'une cellule centrale âgée ; la contraction du contenu cellulaire a produit un arrachement du cytoplasme au niveau du synapse. Les membranes synaptiques demeurent en contact étroit, comme accolées ; leur comportement est ici contraire à celui traduit par la figure (dans le texte). On aperçoit le cordon épais du cytoplasme axial et la couche du cytoplasme périphérique contenant des plastas réduits. m. s. = membranes synaptiques. $\times 600$.

FIG. C. — *Halopitys pinastroides* (Gmel.) Kütz. — Fixation au mélange de Regaud ; coloration à l'hématoxyline. Cellules centrales très jeunes (diamètre transversal 7-8 μ) contenant des plastas bien développés et un noyau volumineux. Les synapses de taille réduite montrent deux disques sidérophiles distincts : n = n. n. = noyau ; pl. = plaste ; s. = synapse. $\times 1.200$.

FIG. D-E. — *Halopitys pinastroides* (Gmel.) Kütz. — Fixation au mélange de Regaud ; coloration à l'hématoxyline. Synapses des cellules centrales jeunes (diamètre transversal 21-22 μ) ; en D les deux membranes synaptiques sont parfaitement distinctes ; en E ces mêmes membranes sont confondues et forment un disque sidérophile unique et épais. Remarquer que dans les cellules centrales jeunes, l'épaisseur du synapse est plus grande que dans les cellules âgées (par rapport à leur largeur). s. = synapse ; t. ax. = tractus cytoplasmique axial ; pv. = précipité vacolaire. D $\times 700$; E $\times 800$.

FIG. F. — *Furcellaria fastigiata* Huds. — Fixation au mélange de Regaud ; coloration à l'hématoxyline. Synapse reliant deux hyphes centrales du tissu médullaire du thalle ; le synapse présente ici l'aspect d'un bouchon proéminent dans la cellule voisine par l'orifice de la paroi transversale. s. = synapse. $\times 400$.

FIG. G-H-I. — *Delesseria sanguinea* (L.) Lamour. — Fixation au mélange de Regaud ; coloration à l'hématoxyline. Synapses reliant trois cellules stériles d'un rameau gonimoblastique dans un cystocarpe mûr ; le diamètre de ces synapses diminue avec l'éloignement de la cellule du centre de ce dernier ; ainsi en G est représenté le synapse de la cellule la plus profonde de ces trois cellules : il est le plus large (60 μ) et montre dans sa structure une forte dissymétrie ; tandis que d'un côté se trouve une forte accumulation de matières lipidiques, accumulation avec laquelle la membrane synaptique se trouve confondue, de l'autre, sa partenaire, réduite et plissée, arrachée d'un de ses points d'attache, se trouve noyée dans le cytoplasme. La figure H nous montre les deux membranes sidérophiles du synapse en train de se résorber, particulièrement vers l'un de leurs points d'attache ; tandis qu'une d'entre ces membranes très amincies persiste encore presque en entier, l'autre est résorbée en grande partie. La figure I représente les synapses de la cellule la plus périphérique ; les deux membranes synaptiques sont ici distinctes et intactes. On remarque dans ces trois figures le noyau hypertrophié, l'absence de plastas, les chondriosomes sous forme de granules et très courts bâtonnets. La figure I nous montre en outre une forte gélification des couches internes de la membrane (g). m. s. = membrane synaptique ; s. = synapse ; p. = paroi transversale ; n. = noyau. $\times 750$.

FIG. J. — *Halopitys pinastroides* (Gmel.) Kütz. — Fixation au mélange de Regaud ; coloration à l'hématoxyline. Cellules trophiques d'un jeune cystocarpe : l'élargissement de l'ouverture du plasmodème s'est produit sans que les membranes synaptiques puissent suivre ce brusque accroissement de diamètre de l'ouverture dans laquelle ces membranes se trouvaient enchâssées. Le couple de membranes sidérophiles se trouve par conséquent noyé dans le cytoplasme fusionné à l'endroit qu'il occupait auparavant ; on observe dans ces cellules les noyaux hypertrophiés avec leurs nucléoles (n), le chondriome granuleux (ch) et des précipités vacuolaires (pv). s. = synapse. $\times 1.200$.

PLANCHE VI

FIG. a-b-c-d. — *Ceramium rubrum* (Huds.) Ag. — Fixation au bichromate de Potassium 5 p. 100 et formol ; coloration au noir Soudan. Synapses des cellules centrales se présentant sous des aspects variés ; les figures b, c, d montrent les deux membranes du couple synaptique nettement distinctes (en d une de ces membranes présente une structure stratifiée). La figure a montre au contraire les deux membranes synaptiques confondues formant un corps lenticulaire épais tel qu'il fut décrit par Jungers. En b et d, l'écartement des membranes synaptiques donne naissance à des travées continues ou interrompues, dues à la consistance visqueuse de membranes synaptiques. Remarquer la ressemblance frappante de ces images avec celles décrites par Miranda pour les plasmodesmes de *Bornetia secundiflora*. m. s. = membrane synaptique. $\times 1.650$.

FIG. e-f. — *Furcellaria fastigiata*, Huds. — Méthode de Smith-Dietrich pour la mise en évidence des lécithines. Synapses reliant deux cellules de hyphes centrales ; la figure e montre les deux membranes, ou disques synaptiques, distinctes et intensément colorées. La figure f montre au contraire un synapse sous la forme d'un bouchon unique proéminent à l'intérieur de la cellule voisine. Ces deux figures présentent donc deux états fonctionnels divers des synapses au niveau des mêmes éléments. s. = synapse. $\times 2.400$ environ.

FIG. g-h-i. — *Delesseria sanguinea* (L.) Lamour. — Fixation au mélange de Regaud ; coloration à l'hématoxyline. Synapses reliant les cellules centrales du thalle ; en g et i les deux membranes synaptiques confondues dans une seule formation membraneuse ; en h synapse sous forme de bouchon proéminent à l'intérieur de la cellule voisine ; les membranes synaptiques confondues entre elles ainsi qu'avec l'accumulation des lipides parasynaptiques ; en i la membrane synaptique paraît repliée sur elle-même. s. = synapse. $\times 2.400$.

PLANCHE VII

FIG. A. — *Halopitys pinastroides* (Gmel.) Kütz. — Fixation au mélange de Regaud coloration à l'hématoxyline. Deux jeunes cellules centrales ; le cytoplasme se trouve réparti dans une couche périphérique contenant des plastes bien développés et un tractus axial plus dense dans lequel sont suspendus des chondriocotes orientés suivant l'axe longitudinal de la cellule. Un gros noyau occupe le milieu du tractus cytoplasmique axial. pt. = plaste ; t. ax. = tractus axial ; ch. = chondriocotes ; n. = noyau ; s. = synapse. $\times 1.700$.

FIG. B. — *Ceramium rubrum* (Huds.) Ag. — Fixation au mélange de Regaud ; coloration à l'hématoxyline. Coupe longitudinale médiane dans l'appareil végétatif tout près du sommet. Les synapses reliant les cellules centrales présentent des membranes synaptiques distinctes ou au contraire confondues. Le tractus cytoplasmique axial des cellules centrales, tendu entre les synapses, apparaît avec une grande netteté. n. = noyau ; p. = plastes ; t. ax. = tractus cytoplasmique axial ; s. = synapse. $\times 870$ environ.

FIG. C et D. — *Polysiphonia elongata* (Huds.) Harv. — Fixation au bichromate de potassium à 5 p. 100 et formol ; coloration au noir Soudan. Cellules centrales : en C les membranes synaptiques des larges plasmodesmes occupant presque toute la paroi transversale sont intensément colorées et confondues ; en D le synapse est encore plus large ; la paroi transversale est pour ainsi dire supprimée ; les membranes synaptiques confondues entre elles et avec l'accumulation des lipides parasynaptiques forment un bouchon proéminent légèrement dans la cellule voisine et entièrement coloré. p. t. = paroi transversale ; s. = synapse ; l. c. = lipides parasynaptiques diffus dans le cytoplasme. $\times 580$.

FIG. E. — *Halopitys pinastroides* (Gmel.) Kütz. — Fixation au mélange de Regaud ; coloration à l'hématoxyline. Cellules stériles d'un jeune cystocarpe : dans l'ouverture très élargie des plasmodesmes reliant ces cellules on observe de petits grumeaux sidérophiles, reste de membranes synaptiques résorbées. s. = synapse ; ch. = chondriosomes ; n. = noyau. $\times 1.000$.

FIG. F. — *Furcellaria fastigiata* Huds. — Matériel frais. Synapses reliant deux hyphes centrales du tissu médullaire. m. s. = membrane synaptique ; v. = vacuole. $\times 1.500$ environ.

FIG. G et I. — *Furcellaria fastigiata*, Huds. — Fixation au bichromate de potassium 5 p. 100 et formol ; coloration au noir Soudan. Synapses des hyphes centrales du tissu médullaire du thalle. En I les deux membranes synaptiques confondues sont intensément colorées. En G la présence d'accumulation de lipides cytoplasmiques polarisés contre le synapse (lipides parasynaptiques) et avec laquelle une des membranes synaptiques est confondue, fait apparaître comme une sorte de bouchon coloré au Soudan. l. c. = lipides cytoplasmiques ; m. s. = membrane synaptique. G. $\times 2.000$ environ ; I $\times 1.000$.

FIG. J-K-H. — *Furcellaria fastigiata*, Huds. — Fixation au mélange de Regaud ; coloration à l'hématoxyline. Les figures J et K montrent au niveau des synapses reliant deux hyphes centrales du tissu médullaire de l'appareil végétatif deux disques sidérophiles distincts. La figure H montre au contraire un bouchon sidérophile proéminent à l'intérieur de la cellule voisine et formé par les membranes sidérophiles et les lipides parasynaptiques confondus. $\times 1.250$.



Ceramium rubrum (cellules centrales : A à E; cyste
(cellules centrales : H); *Lau*

PLANCHE I
(Mémoire Celan)



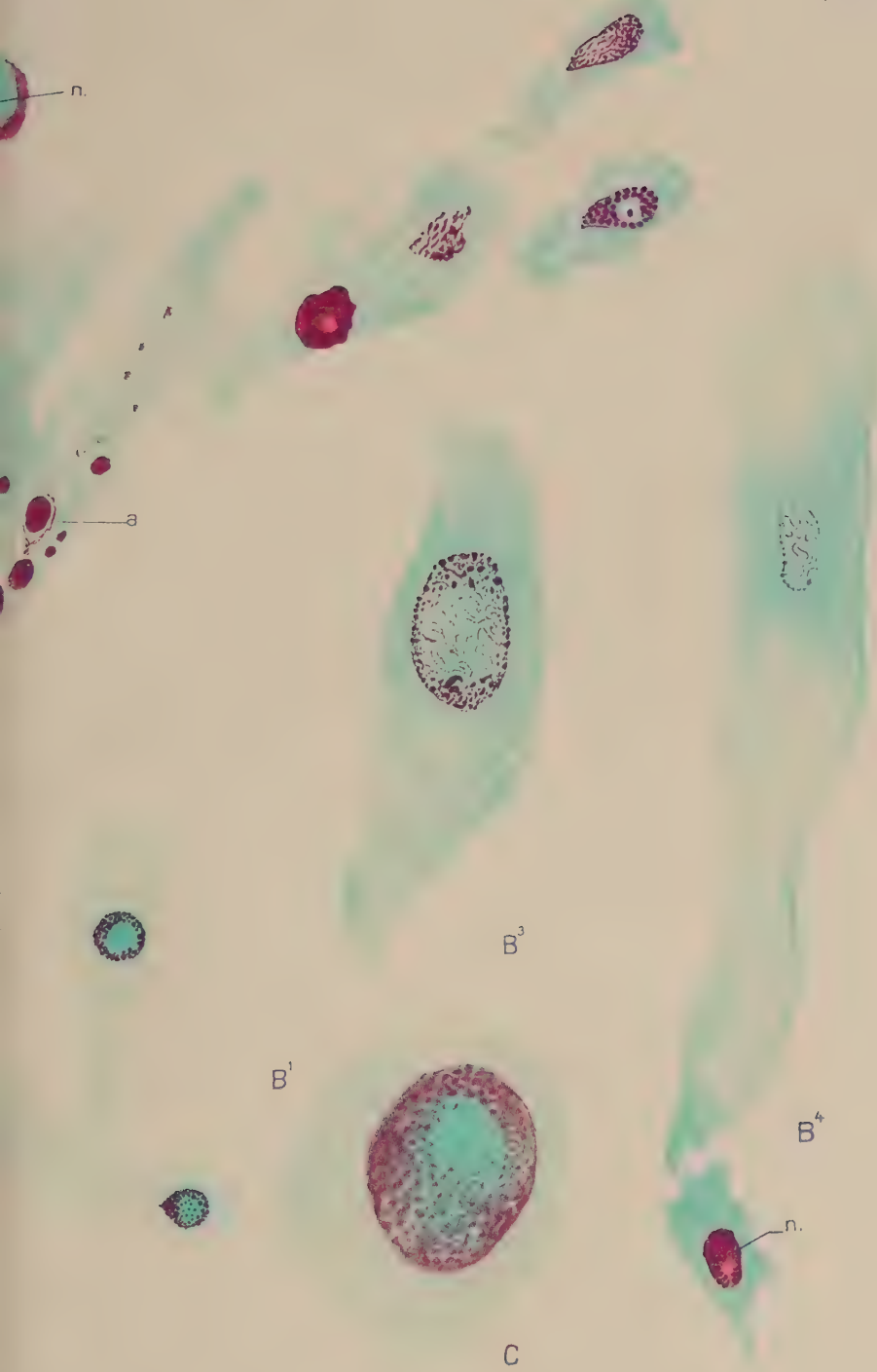
ne : F; carpospores jeunes : G); *Polysiphonia elongata*
sa (noyaux somatiques : I et J).

M. Celan del.



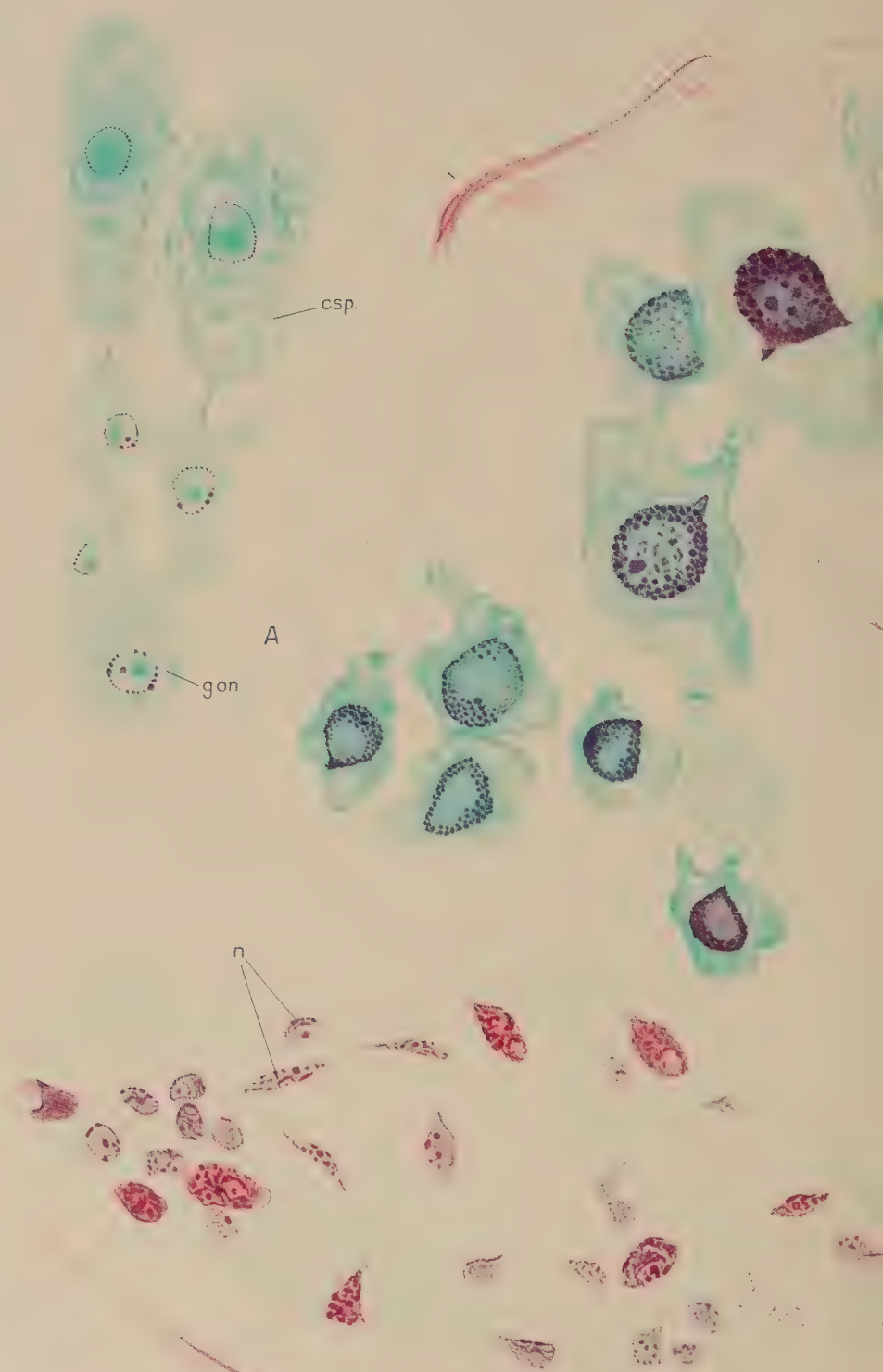
Laurencia obtusa (vieux rameaux du gonimoblaste : A ; carpospores : B¹ à B⁴) ; De

PLANCHE II
(Mémoire Celan)



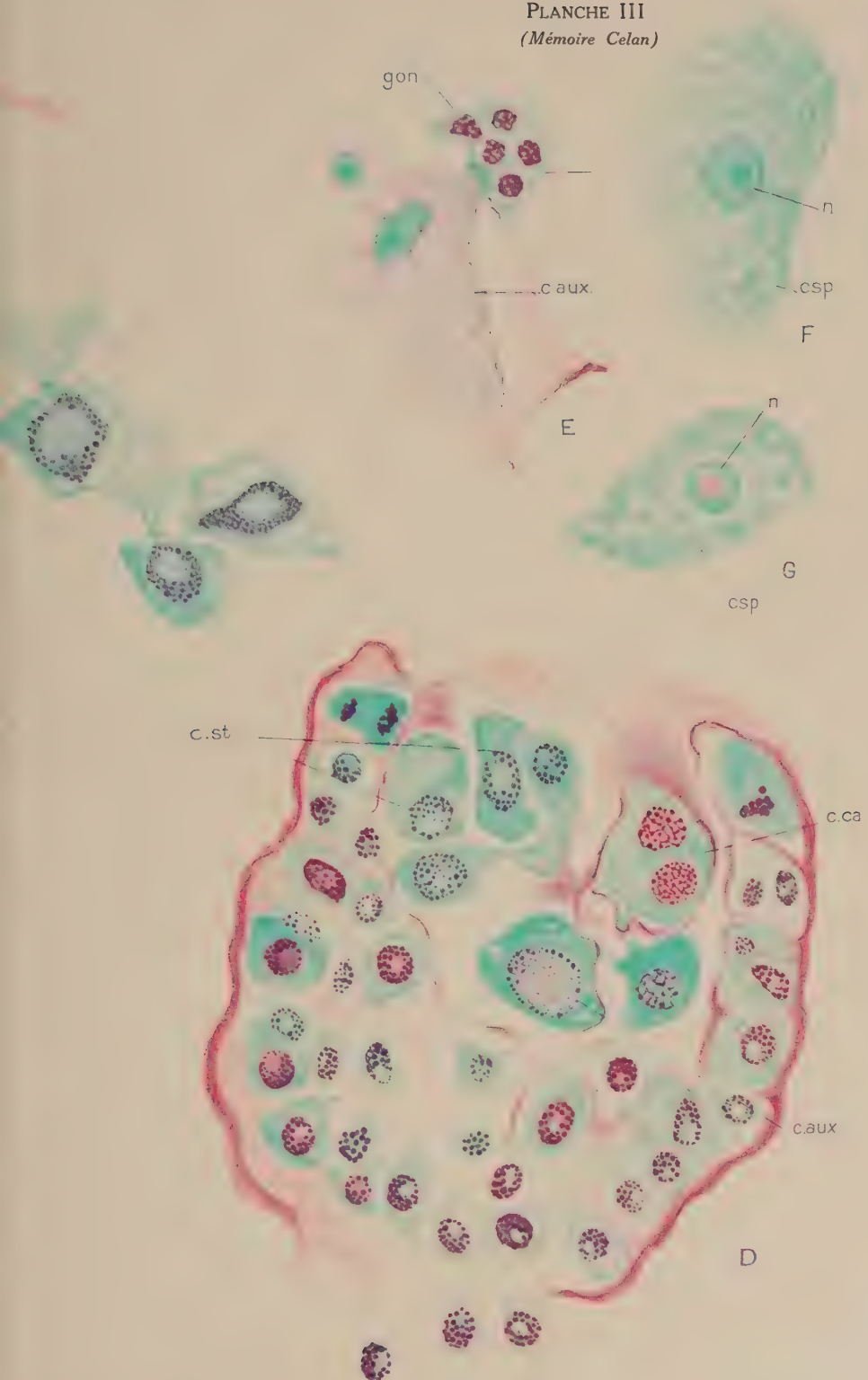
α sanguinea (noyaux des cellules stériles du gonimoblaste : C et D).

M. Celan del.



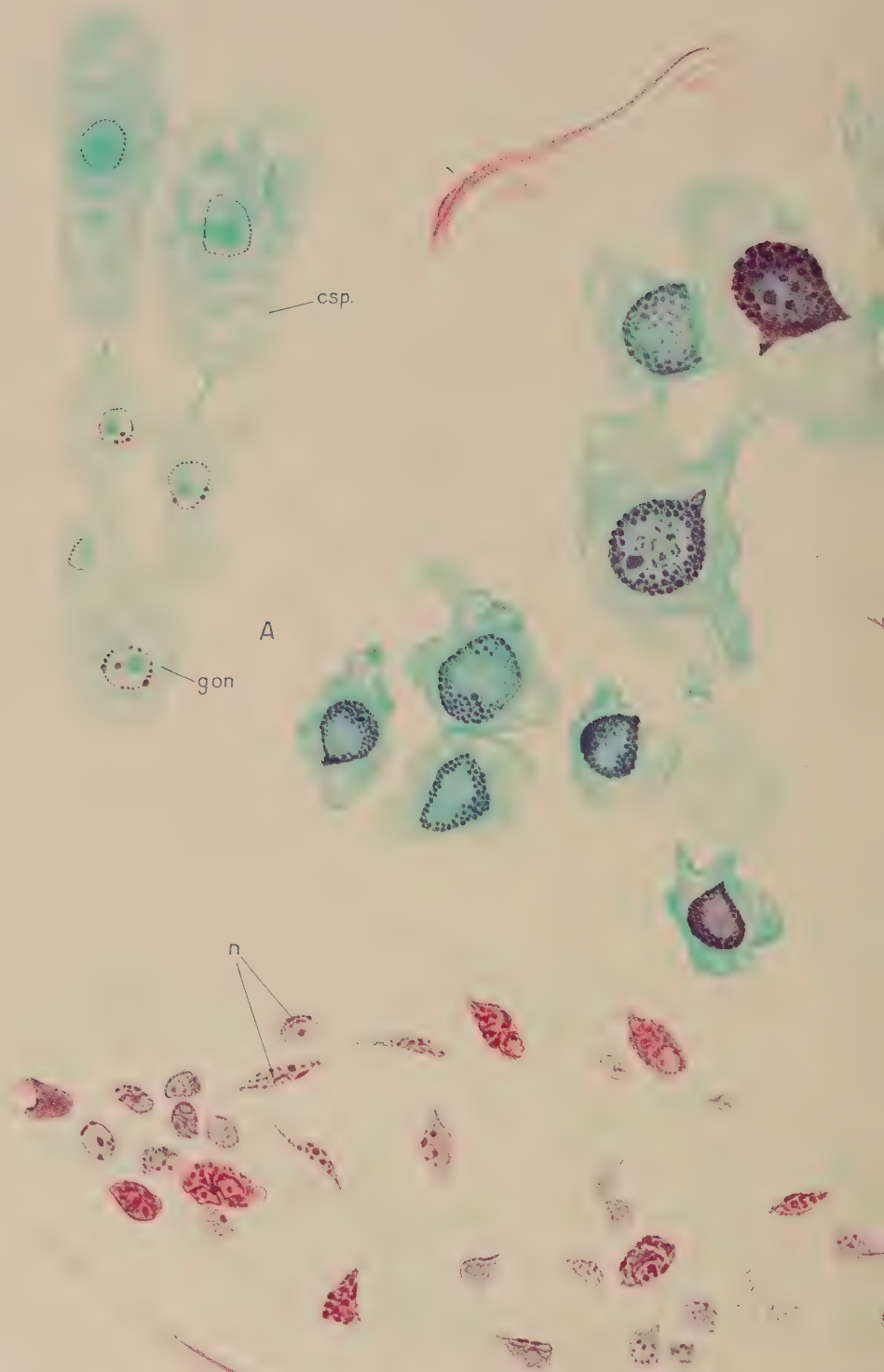
Gracilaria compressa (rameau terminal du gonimoblaste)
stériles: C; cystocarbe jeune: D); *Lomentaria articulata*

PLANCHE III
(Mémoire Celan)



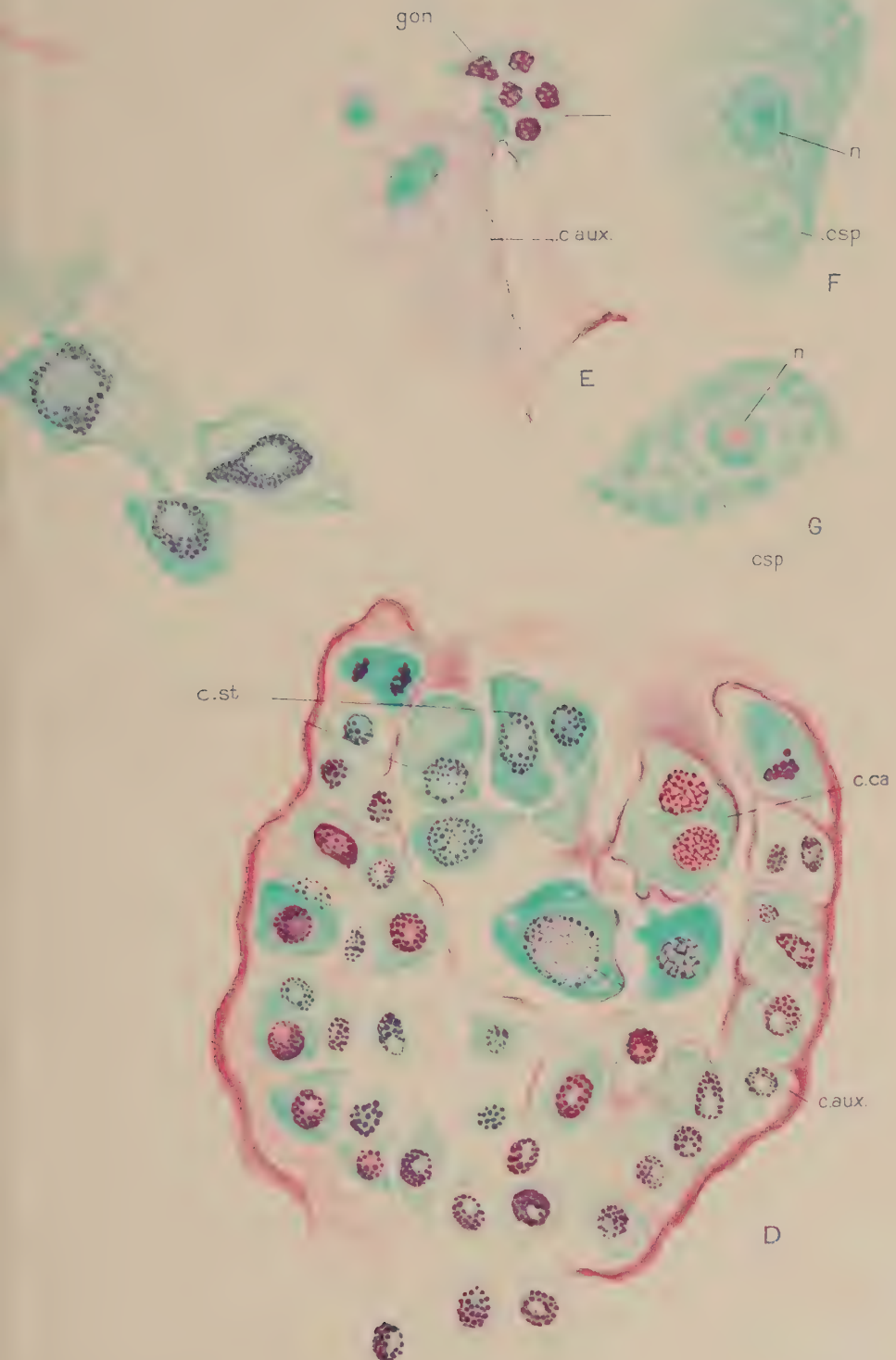
oyaux du syncytium: B); *Laurencia obtusa* (cellules
e auxiliaire: E); *Epilithon* sp. (carpospores: F et G).

M. Celan del.



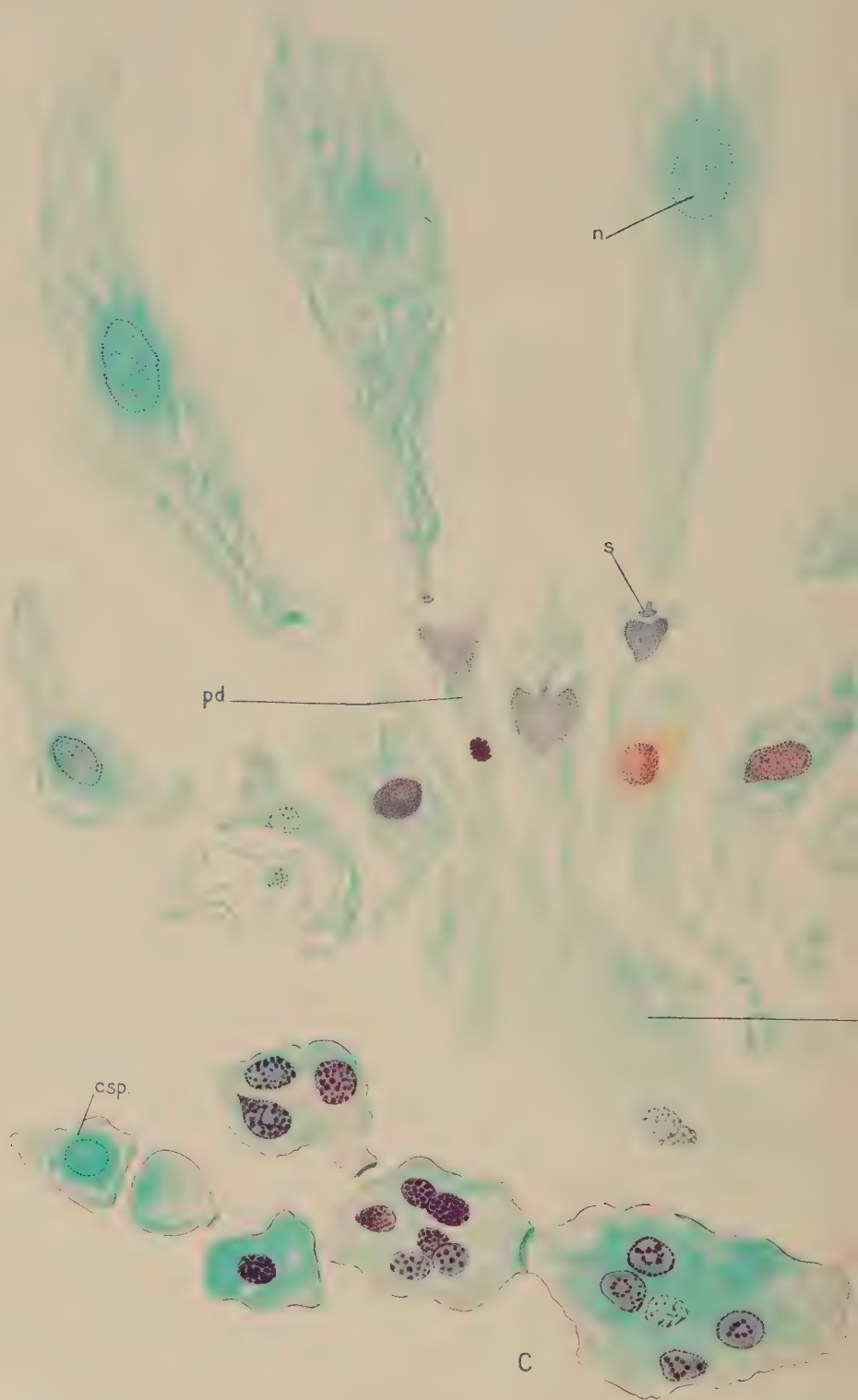
Gracilaria compressa (rameau terminal du gonimoblaste)
stériles: C; cystocarpe jeune: D); *Lomentaria articulata*

PLANCHE III
(Mémoire Celan)



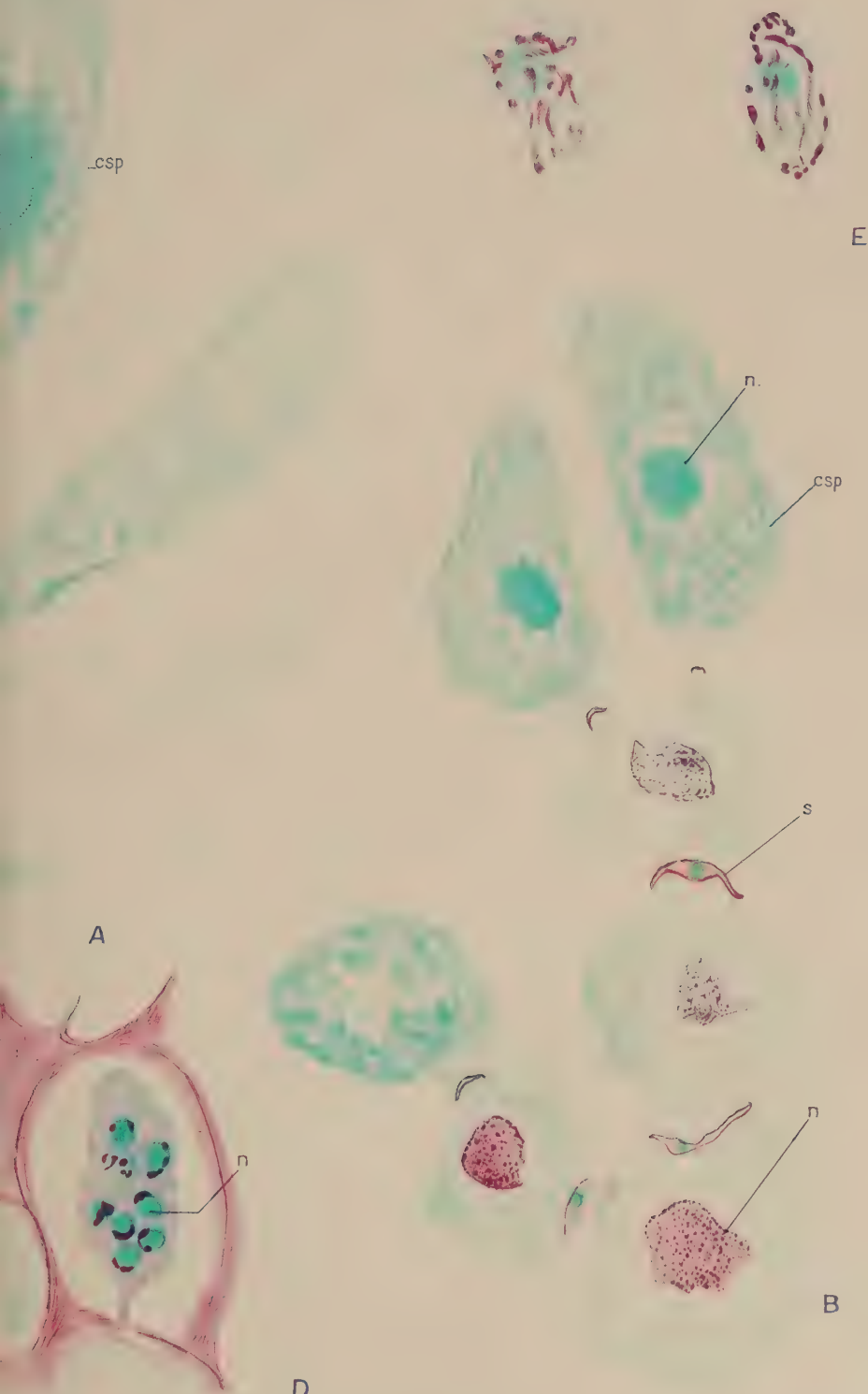
oyaux du syncytium: B); *Laurencia obtusa* (cellules
le auxiliaire: E); *Epilithon* sp. (carpospores: F et G).

M. Celan del.



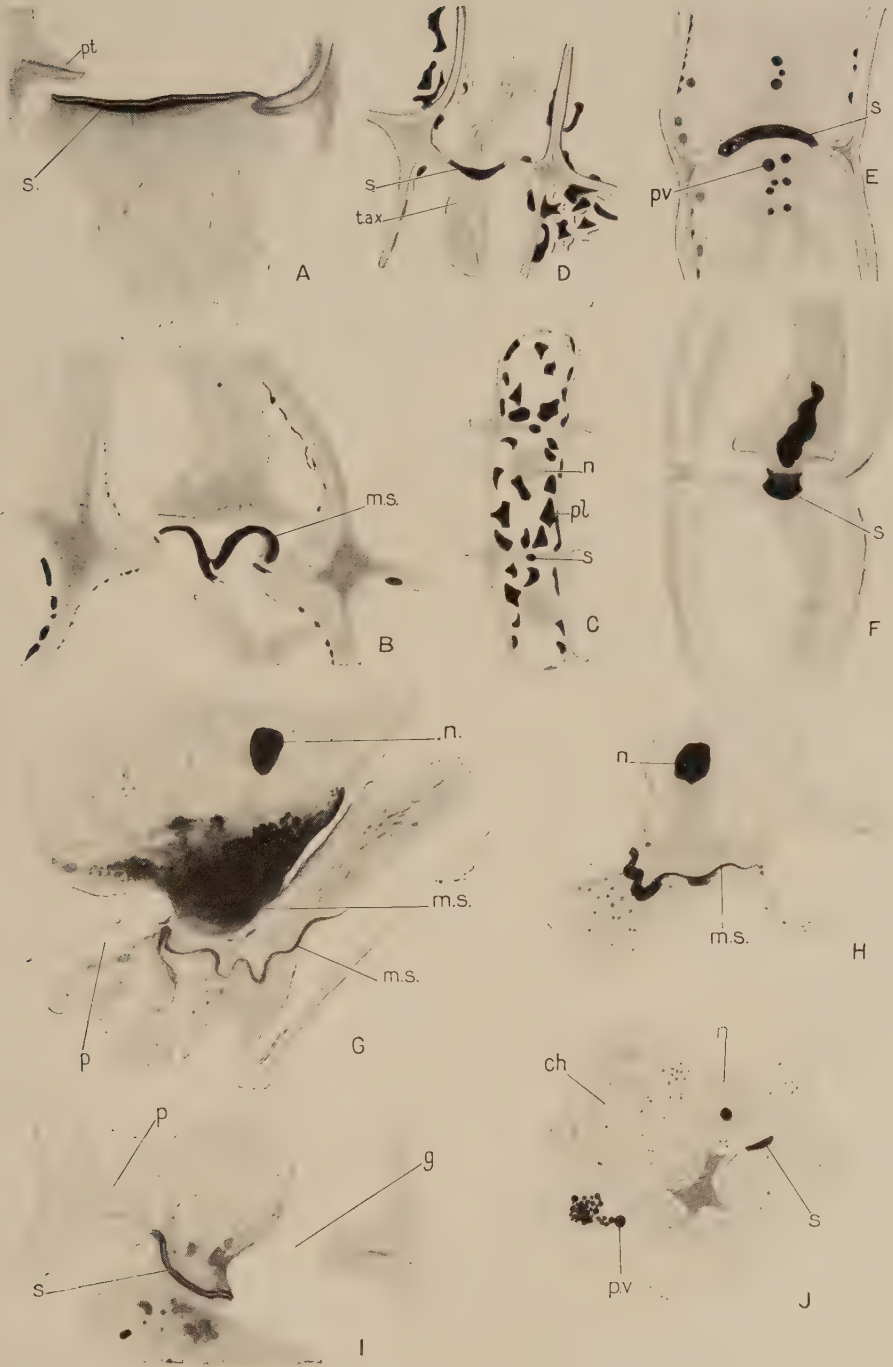
Halopitys pinastroides (placenta et carpospores : A) ;
articulata (rameau du gonimoblaste : C ; cellule troph

PLANCHE IV
(Mémoire Celan)



Lomentaria rubrum (rameau du gonimoblaste: B); *Lomentaria*
Delesseria sanguinea (noyaux des carpospores: E).

M. Celan del.

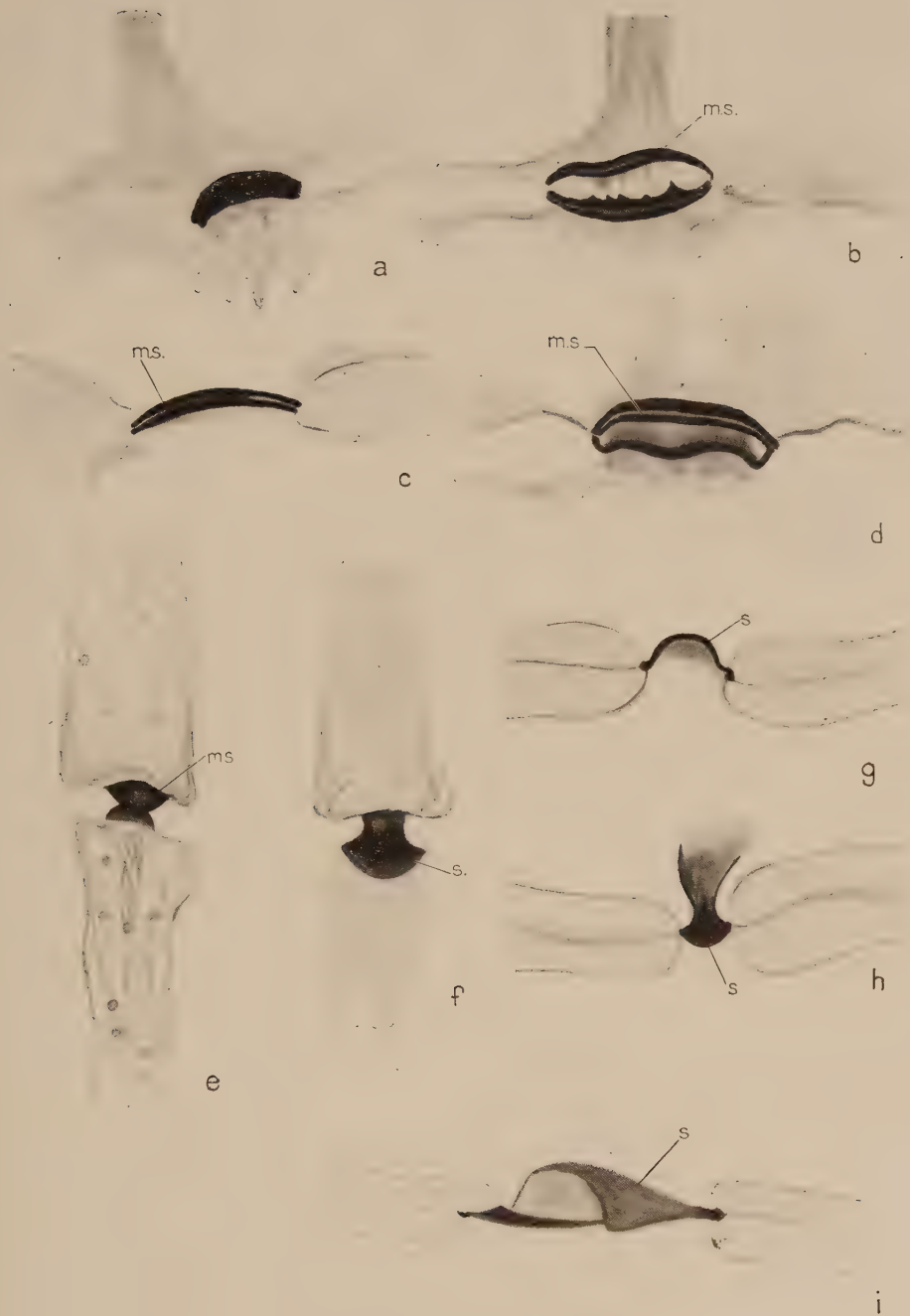


PL. V

Synapses des Floridées (cellules axiales : A à F; cellules de l'appareil placentaire : G à I; cellules trophiques : J).

MASSON ET CIE, éditeurs

(M. Celan del.)



PL. VI
Synapses des Floridées (cellules axiales)



PL. VII
Synapses des Floridées (cellules axiales : A à D et F à K ; cellules stériles : E)

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTE

La coloration vitale

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 7 Août 1940.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

CH. MAURAIN.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

G. ROUSSY.

Imprimé par
l'Imprimerie Alençonnaise
—Maison Poulet-Malassis—
Alençon (Orne), France
